N° D'ORDRE
227

THÈSE

PRÉSENTÉE

A L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX I

POUR OBTENIR LE DIPLÔME DE

DOCTEUR - INGÉNIEUR

PAR

IBRAHIM ALSAIDI

Ingénieur horticole
(IRAK)

Recherches physiologiques, histologiques et cytologiques sur les bourgeons latents de la Vigne *(Vitis vinifera L. var. Ugni blanc)* au cours de leur cycle végétatif.

❖

Soutenue le 15 septembre 1975 devant la Commission d'examen

M. R. DAVID, Professeur, Correspondant de l'Institut	Président
M. J. BOUARD, Professeur	Examinateurs
M. J. EYMÉ, Professeur	
M. C. SUIRE, Chargé de Recherches au C.N.R.S.	
M. R. POUGET, Maitre de Recherches à l'I.N.R.A.	

1975

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41543917_0001

N° D'ORDRE

227

THÈSE

PRÉSENTÉE

A L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX I

POUR OBTENIR LE DIPLÔME DE

DOCTEUR - INGÉNIEUR

PAR

IBRAHIM ALSAIDI

Ingénieur horticole
(IRAK)

Recherches physiologiques, histologiques et cytologiques sur les bourgeons latents de la Vigne *(Vitis vinifera L. var. Ugni blanc)* au cours de leur cycle végétatif.

❖

Soutenue le 15 septembre 1975 devant la Commission d'examen

M. R. DAVID, Professeur, Correspondant de l'Institut	Président
M. J. BOUARD, Professeur	Examinateurs
M. J. EYMÉ, Professeur	
M. C. SUIRE, Chargé de Recherches au C.N.R.S.	
M. R. POUGET, Maître de Recherches à l'I.N.R.A.	

1975

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

INTRODUCTION

Chaque année, la Vigne forme des organes, les bourgeons latents, qui assureront, au printemps suivant, le départ d'un nouveau cycle végétatif, ainsi que la pérennité des caractères héréditaires. Si ces bourgeons ne donnent, en principe, jamais de pousse l'année de leur formation, ils subissent néanmoins une évolution au cours des différentes phases de leur cycle végétatif, donc pendant la période de vie active et pendant la période de repos de la Vigne.

Le processus actif de la formation des bourgeons sur les rameaux principaux ne se poursuit pas pendant toute la période végétative, mais a lieu seulement pendant une partie de cette période. Dès l'apparition des bourgeons, les divers organes du futur sarment commencent à être initiés dans l'apex du bourgeon principal. Dans le processus de différenciation des bourgeons, le méristème actif de l'apex du bourgeon principal peut se transformer, soit en primordiums végétatifs, soit en primordiums inflorescentiels. A ce moment critique de la différenciation, l'évolution des primordiums dans le sens d'une formation d'inflorescences ou dans le sens d'une formation d'organes végétatifs est déjà déterminée.

Il était donc intéressant d'essayer de mettre en évidence les changements histologiques susceptibles de se produire dans le bourgeon principal ainsi que les modifications cytologiques éventuelles de l'apex de ce bourgeon au cours des différentes phases de son cycle végétatif. Il im-

portait aussi de savoir si des différences biochimiques se manifestaient au cours de ces mêmes phases. A cet égard, nous avons été amené à étudier l'évolution des acides gras, des composés phénoliques totaux et des leucoanthocyanes ainsi que les variations de l'azote et des éléments minéraux.

Les diverses transformations subies par les bourgeons latents tout au long de l'année déterminent en définitive leurs qualités, c'est-à-dire leur aptitude à bien se développer, soit sur la plante elle-même, soit sur les boutures ou les greffes-boutures lorsqu'on pratique la multiplication végétative de la Vigne. Une connaissance approfondie de l'ensemble de ces phénomènes présente donc à la fois un intérêt théorique évident et un intérêt pratique certain.

oOo

Le sujet de ce Mémoire que nous présentons pour obtenir le titre de Docteur-Ingénieur m'a été confié par Monsieur le Professeur BOUARD, Directeur du Laboratoire de Physiologie Végétale et Ampélologie à qui je tiens à exprimer mes sincères remerciements, ma plus profonde gratitude et ma plus vive reconnaissance. J'ai beaucoup apprécié sa bienveillance, son dévouement, ses conseils et ses encouragements, ainsi que la sympathie qu'il m'a toujours témoignée. Qu'il reste assuré de mon profond et respectueux attachement.

Monsieur le Professeur J. EYME, après m'avoir accueilli dans son laboratoire de Botanique, a manifesté beaucoup d'intérêt pour mes recherches ; il m'a encouragé à les poursuivre et a bien voulu accepter de juger les résultats obtenus. Je le prie de trouver ici l'expression de ma vive reconnaissance.

Je tiens à exprimer mes remerciements les plus sincères à Monsieur R. POUGET, Directeur de la Station de Recherches de Viticulture de Bordeaux, Chargé de cours à l'Université, qui a toujours manifesté un très grand intérêt pour mes travaux. Il m'a permis de faire tous les prélèvements de matériel dont j'avais besoin dans la station qu'il dirige et m'a fait bénéficier de son enseignement et de ses conseils.

Monsieur C. SUIRE, Docteur ès Sciences, Chargé de Recherches au C.N.R.S. et Chargé de cours à l'Université de Bordeaux I, après m'avoir initié aux techniques de l'Histologie, de la Cytologie et de la Microscopie électronique, a été pour moi un guide très sûr et m'a permis de mener à bien mes recherches dans ces divers domaines. Pour tout ce qu'il a fait pour moi, pour son enseignement, sa patience et son dévouement, qu'il veuille bien trouver ici l'expression de ma plus profonde gratitude..

Monsieur le Professeur R. DAVID, Correspondant de l'Institut, a accepté de présider le Jury de cette thèse. Je lui en suis très reconnaissant.

Il m'est très agréable de pouvoir remercier ici Madame M. CHERRARD, Assistante et Monsieur G. DARNE, Assistant, qui m'ont initié aux techniques du Laboratoire et dont

l'aide et l'amitié ne m'ont jamais fait défaut.

Je remercie également tous ceux qui, à des titres divers, m'ont aidé et m'ont apporté leur soutien dans la réalisation de ce travail, en particulier Madame GUILBAUD, Mademoiselle LEPIC, Messieurs SALAT, BARRE et PANZERI.

Enfin, je tiens à associer à ces remerciements les membres du Département de Physiologie Végétale et du Laboratoire de Botanique, Enseignants, Chercheurs, Techniciens et Etudiants qui savent entretenir une ambiance chaleureuse et amicale.

oOo

Le Gouvernement Irakien auquel je tiens à exprimer ma très vive reconnaissance, et en particulier le Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique ont mis à ma disposition tous les moyens matériels nécessaires. Ils m'ont ainsi permis de préparer ma Thèse, en France, dans les meilleures conditions.

Monsieur le Professeur Docteur Hassan FAHMI JUMAH, Ministre de l'Agriculture et de la Réforme agraire d'Irak m'a conseillé de préparer ce Doctorat en France et m'a toujours prodigué ses encouragements. Je tiens à lui exprimer mes vifs remerciements.

Je dois aussi assurer de toute ma gratitude Monsieur l'Attaché Culturel et tous les membres du Service Culturel irakien à Paris pour leur amabilité et la compréhension dont ils ont toujours fait preuve à mon égard.

Enfin, je ne saurais oublier Monsieur l'Académicien Professeur GH.CONSTANTINESCU ainsi que Monsieur le Professeur T. MARTIN de la Faculté d'Horticulture de l'Institut Agronomique de Bucarest (Roumanie), département de Viticulture, qui m'ont permis d'acquérir, grâce à leur enseignement, une première formation dans les disciplines des Sciences de la Vigne. Qu'ils veuillent bien trouver ici l'expression de ma reconnaissance.

oOo

H I S T O R I Q U E

Les bourgeons latents qui apparaissent au printemps à l'aisselle des feuilles, en même temps que les rameaux s'allongent, atteignent progressivement leur volume maximal, persistent en hiver sur les sarments et se développent au printemps suivant. Au cours de ce cycle annuel qu'on a pu diviser en plusieurs phases, ils subissent des transformations encore mal connues.

1 - Les phases du cycle végétatif annuel des bourgeons latents

Les études effectuées sur des variétés de Vigne différentes par KONDO (1955) en U.R.S.S., HUGLIN (1958) en Alsace, ALLEWELDT (1960) en Allemagne, ANTCLIFF et MAY (1961) en Australie, NIGOND (1961, 1966) à Montpellier, FALLOT (1964) à Toulouse, POUGET (1960, 1963, 1972) à Bordeaux, ont toutes montré que les bourgeons latents, au cours de leur évolution, passent par différentes phases. Le nombre de ces phases qui le plus souvent ont reçu des noms particuliers varie suivant les auteurs, mais d'une façon générale, tous sont d'accord pour distinguer une phase de dormance qui, dans la région de Bordeaux par exemple, peut s'étendre du mois d'août au mois de novembre.

Nos prélèvements ayant été faits dans la région

bordelaise (Domaine de la Grande-Ferrade), nous allons rappeler les conceptions de POUGET auxquelles nous serons conduit à nous référer pour interpréter les résultats que nous avons obtenus. Cet auteur a étudié la dormance des bourgeons d'une variété de *Vitis vinifera*, le Merlot, et a été amené à distinguer dans le cycle végétatif des bourgeon latents de ce cépage les six phases suivantes :

1 - une phase de pré-dormance. Elle débute lorsque les bourgeons latents formés sur les rameaux de l'année ont atteint un degré d'organisation suffisant pour être aptes à débourrer.

2 - une phase d'entrée en dormance. La dormance s'installe brusquement, d'abord dans les bourgeons de la base du sarment, puis dans les bourgeons plus éloignés. Cette phase se situe généralement entre le 10 août et le 10 septembre à Bordeaux et dure une quinzaine de jours.

3 - une phase de dormance. Les bourgeons sont incapables de débourrer. Pendant toute cette phase, la Rindite provoque la levée de dormance. La Rindite est un mélange de monochlorhydrine du glycol (7 parties), de dichlorure d'éthylène (3 parties) et de tétrachlorure de carbone (1 partie).

4 - une phase de levée de dormance. Elle se situ entre le 25 octobre et le 20 novembre à Bordeaux. Sa durée est brève. Elle correspond à une période de 7 jours consécutifs au moins au cours de laquelle la température moyenne est inférieure à 10°C.

5 - une phase de post-dormance. Sa durée est constante (60 jours environ) et coïncide avec les grands froids de l'hiver.

6 - une phase de pré-débourrement. Son début est marqué par l'inversion de l'action de la Rindite. Cette substance qui accélérait le débourrement, le retarde maintenant.

En 1972, POUGET considère qu'il n'est pas utile de tenir compte de la phase de pré-débourrement car son dé-

but ne peut être déterminé qu'*a posteriori*. Il montre en outre que des différences se manifestent suivant les cépages en fonction de leur date de débourrement. La phase de pré-dormance est d'autant plus longue que le cépage débourre plus tôt, la phase de levée de dormance d'autant plus tardive que le cépage débourre plus tardivement. C'est ainsi que les bourgeons de l'Ugni blanc (cépage plus tardif) entrent en dormance plus tôt que ceux du Merlot (cépage plus précoce) et que leur levée de dormance s'effectue plus tard. Leur phase de dormance est donc plus longue.

2 - Modification du métabolisme au cours des différentes phases de l'évolution des bourgeons latents

On sait que les sarments sont le siège de modifications biochimiques pendant toute la durée de leur cycle végétatif. Ces modifications affectent aussi bien les composés organiques : glucides (BOUARD, 1966), acides gras (ATALAY, 1975), composés phénoliques totaux et leucoanthocyanes (DARNE, 1975) que les teneurs en eau, en azote ou en éléments minéraux (BOUARD, 1966).

En ce qui concerne les bourgeons latents portés par les sarments, les données sont beaucoup plus fragmentaires. On peut les résumer de la manière suivante :

La *teneur en eau* des bourgeons latents (POUGET, 1963) est élevée pendant la phase de pré-dormance (70 % environ), elle diminue rapidement au début de la dormance pour se stabiliser aux environs de 50 %, puis augmente fortement lors du débourrement (70 %).

L'activité respiratoire des bourgeons latents (POUGET, 1963) varie également au cours du cycle végétatif. Elle est forte début juin, diminue pendant la dormance et augmente rapidement pendant la phase de pré-débourrement.

L'importance des *synthèses d'ARN et d'ADN* dans les bourgeons latents a été estimée par CEBAN (1968) ainsi que par MADHAVA et al. (1971). Ces auteurs montrent notam-

ment que la synthèse d'ADN augmente très rapidement lors de l'initiation des primordiums inflorescentiels et qu'en période de dormance les bourgeons latents de la Vigne accumulent moins d'ADN que les bourgeons en cours de développement. Ainsi, pendant la phase de dormance, l'arrêt de l'activité de l'apex entraîne une diminution du taux d'ADN et aussi d'ARN.

En ce qui concerne les *acides gras* des bourgeons de Vigne, les premières études faites (ALSAIDI et al., 1974) montrent qu'il existe des différences de teneur en fonction de l'époque de prélèvement et que l'acide linoléique est toujours très abondant. Aucune étude complète sur l'évolution des divers acides gras depuis la formation des bourgeons latents jusqu'à leur débourrement n'a été faite. Il en est de même d'ailleurs des composés phénoliques et des éléments minéraux.

3 - Modifications morphologiques, histologiques et cytologiques au cours de l'évolution des bourgeons latents

On possède très peu de renseignements à ce sujet. Les seuls travaux précis que l'on puisse citer ici sont ceux de CAROLUS (1970). Cet auteur a défini pour le Merlot, 12 stades qui caractérisent l'évolution morphologique des bourgeons latents de ce cépage avant leur entrée en dormance et a, en outre, constaté les faits suivants : l'activité de l'anneau initial cesse au mois de juillet ; l'entrée en dormance entraîne un arrêt des mitoses, la diminution de la taille des nucléoles et une accumulation d'amidon ; pendant la dormance la sidérophilie du cytoplasme augmente ; lors de la levée de dormance, le cytoplasme apparaît plus clair et moins dense ; pendant la phase de pré-débourrement enfin, le diamètre des nucléoles augmente et l'activité mitotique reprend.

En définitive, on voit que l'évolution des bourgeons latents est encore fort mal connue, tant au point de vue physiologique qu'au point de vue cytologique. Il im-

portait donc d'essayer de préciser nos connaissances sur ce sujet et ce sont les résultats que nous avons obtenus qui font l'objet de ce Mémoire.

oOo

PREMIÈRE PARTIE

RECHERCHES PHYSIOLOGIQUES

SUR L'OEIL LATENT

Les bourgeons latents se forment sur les rameaux, au niveau des noeuds, à l'aisselle des feuilles. En réalité, ces organes que l'on voit très bien en hiver sur les sarments, immédiatement au-dessus d'une cicatrice foliaire, correspondent à un ensemble de bourgeons protégés par la même couverture d'écailles : c'est ce que l'on appelle, "les yeux latents".

L'oeil latent a donc une structure complexe et les divers bourgeons qui le constituent sont inégalement développés : le plus développé est le bourgeon principal, les autres (d'ordre 2, d'ordre 3...) sont de plus en plus petits et rudimentaires. L'oeil latent est entouré par des écailles brunes et épaisses, et, à l'intérieur, une abondante villosité, la bourre, protège l'ensemble.

Le bourgeon principal possède un cône végétatif vert ou apex au-dessous duquel on distingue des zones plus foncées (les futurs noeuds) alternant avec des zones claires (les futurs entre-noeuds ou mérithalles). Toute cette partie qui va de l'apex à la base du bourgeon principal représente une jeune pousse embryonnaire qui porte alternativement, à droite et à gauche, les ébauches des futures feuilles (feuilles primordiales ou embryonnaires). On peut, en outre, distinguer un ou deux primordiums inflorescentiels situés entre les feuilles primordiales.

Lorsque l'oeil latent se forme, il est d'abord tout petit, puis il grossit et acquiert progressivement ses dimensions définitives. Lorsque ces dimensions sont atteintes, il ne semble pas subir de transformation, mais il est pourtant le siège de modifications physiologiques, qui expérimentalement peuvent être mises en évidence et ont permis d'établir différentes phases au cours de son cycle végétatif, comme nous l'avons signalé dans l'historique.

MATÉRIEL

Tous les prélèvements de bourgeons latents (les "yeux") ont été effectués au Centre de Recherches Agronomiques de Bordeaux (Domaine de la Grande Ferrade).

1 - Choix du cépage

Le cépage choisi est l'Ugni blanc, variété de *Vitis vinifera* L. A cela deux raisons : ses bourgeons latents sont relativement gros et, d'autre part, il s'agit d'un cépage sur lequel de nombreuses études ont déjà été faites, notamment sur les sarments.

Les bourgeons latents que nous avons utilisés ont été prélevés dans trois rangs parallèles d'environ 60 m de longueur, sur des pieds de même âge (plantés en 1966) qui étaient par conséquent exposés aux mêmes conditions climatiques (températures, humidité, éclairement...), situés dans le même type de sol et soumis aux mêmes techniques culturales.

2 - Choix des sarments

Les sarments prélevés étaient de vigueur comparable et leur position sur le long-bois identique. Chaque prélèvement était constitué d'une vingtaine de sarments coupés à l'empattement sur des pieds différents.

3 - Choix des bourgeons

Nous avons prélevé, à partir de l'empattement, les cinquième, sixième et septième bourgeons pour les dosages des acides gras, des composés phénoliques, de l'azote et des éléments minéraux. Les bourgeons des trois niveaux ont été mélangés, de façon à avoir une quantité de matériel suffisante pour effectuer toutes les analyses.

Afin d'éviter de prélever un trop grand nombre de sarments dans la vigne expérimentale de surface réduite qui était à notre disposition, nous n'avons pas poursuivi tout au long de l'année pour chaque date un double échantillonnage. Celui-ci n'a donc été réalisé qu'au début de notre étude et les résultats obtenus ont d'ailleurs montré qu'il n'était pas indispensable de le poursuivre. Par ailleurs, les analyses d'un même échantillon ont toujours été répétées trois fois au minimum pour nous assurer de la reproductibilité des résultats.

4 - Périodicité des prélèvements

Les prélèvements des bourgeons latents ont été réalisés tout au long d'un cycle végétatif complet depuis le 4 juin pour l'étude physiologique, jusqu'au débourrement suivant, le 25 mars 1974. Tous ces prélèvements ont été faits à la même heure, aux environs de 9 heures.

MÉTHODES

Pour obtenir d'une part les extraits renfermant les composés lipidiques et les composés phénoliques, et d'autre part, les poudres sur lesquelles l'azote et les éléments minéraux seront dosés, le matériel récolté doit subir immédiatement toute une série de traitements.

I - FIXATION ET BROYAGE DES ECHANTILLONS

Le matériel végétal une fois récolté continue à vivre et les enzymes qu'il contient sont susceptibles notamment d'entraîner des modifications des composés lipidiques et phénoliques que nous voulons doser. Il est donc nécessaire de le fixer immédiatement sans toutefois dénaturer les composés que l'on veut étudier.

La fixation des échantillons a été faite par lyophilisation. Les bourgeons ont donc été congelés (suppression de l'activité enzymatique), puis placés dans un vide poussé, (sublimation rapide de l'eau) de façon à les dessécher. La dessiccation ainsi obtenue permet de conserver longtemps le matériel végétal.

Après 24 heures de lyophilisation, les échantillons sont finalement broyés et homogénéisés à l'aide du broyeur A.H. THOMAS, type "Wiley", (tamis n° 60). La poudre obtenue est conservée dans un flacon en plastique

bien fermé.

II - TECHNIQUES D'ETUDES DES ACIDES GRAS

Nous avons utilisé la technique mise au point pour l'étude des acides gras des sarments. On en trouvera une description détaillée dans la thèse d'ATALAY (1975) et nous rappellerons seulement ici les faits essentiels.

1°/ Extraction des lipides totaux

Cette extraction est réalisée par la méthode BLIGH et DYER (1959) sur 250 mg de poudre de bourgeons lyophilisés.

Le solvant d'extraction est un mélange méthanol-chloroforme dans les proportions 2/1 en volume. On élimine les substances non lipidiques.

Les lipides sont repris par une quantité déterminée de benzène-éthanol dans les proportions 4/1 en volume. Ce solvant permet la conservation des lipides au congélateur (-20° C) pendant une durée qui ne semble pas avoir été précisée mais qui pourrait être très longue.

Les acides gras des lipides totaux ainsi extraits ne peuvent être analysés directement par la chromatographie en phase gazeuse. Du fait de leur forte tendance à s'associer en dimères on doit, au préalable, effectuer des méthylations.

2°/ Extraction des acides gras totaux (méthode de METCALF et al. 1966)

Cette extraction se fait en deux temps : il faut d'abord faire une saponification puis procéder à une méthylation du méthanol trifluorure de Bore à 14 %.

L'extrait d'acide gras méthylé est évaporé à sec sous pression réduite à 30° C puis sous azote. L'extrait sec est repris par quelques gouttes de pentane à 99 %.

Les esters méthyliques sont ainsi prêts à être analysés par chromatographie en phase gazeuse qualitativement et quantitativement.

3°/ Analyse des acides gras par chromatographie en phase gazeuse

a) Principe

Le système chromatographique comprend deux phases : une phase fixe dite phase stationnaire, introduite dans une colonne de verre ou de métal et une phase mobile gazeuse, parcourant la colonne à débit constant. Le système est porté à haute température dans un four.

Le mélange à analyser est injecté à l'entrée de la colonne et vaporisé sous l'effet de la température. Les différentes vapeurs du mélange sont alors soumises à la fois à des forces de rétention, exercées par la phase stationnaire qui tend à immobiliser le soluté, et à des forces d'entraînement dues au gaz vecteur circulant vers la sortie de la colonne. Selon son poids moléculaire, sa polarité, chaque composant du mélange réagit spécifiquement à ces forces opposées. Il s'ensuit que les différents corps entraînés plus ou moins vite par le gaz vecteur se présentent l'un après l'autre à la sortie de la colonne et sont repérés par un détecteur sensible. La sortie d'un composé se manifeste sur un chromatogramme, par un pic symétrique.

b) Application aux acides gras

Les mélanges complexes d'esters méthyliques sont séparés par une phase stationnaire polaire à la fois suivant la longueur de chaîne et le degré d'insaturation. Dans notre travail, nous avons limité nos analyses aux acides gras allant de l'acide palmitique (C 16 : 0) à l'acide linolénique (C 18 : 3) acides gras normaux, saturés et insaturés, qui

forment la majorité des acides gras des végétaux supérieurs et nous avons employé un système ayant les caractéristiques suivantes :

. Colonne en acier inoxydable de 3 m de longueu et de 1/8 inch de diamètre

. Phase stationnaire polaire : Di-Ethylène-Glyc Succinate (DEGS) à 10 % en poids par rapport au support imprégné (Chromosorb W, 80-100 mesh, hexaméthyldisilanisé)

. Gaz vecteur : azote. Débit fixé à 30 ml/mn

. Température : cellule à 250° C, injecteur à 280° C, four en programmation de 160° à 190° C, la température augmentant de 4° C par minute.

Le chromatographe utilisé est l'appareil IGC 12 DFL, Intersmat, muni de détecteurs à ionisation de flamme.

L'identification des pics a été faite à l'aide de substances de référence fournies par Applied Sciences Laboratories, et en tenant compte de la loi de JAMES et MARTIN (1956). "Pour une série de corps homologues, le logarithme du volume de rétention de l'un de ces corps est proportionnel au nombre d'atomes de carbone contenus dans la molécule de ce corps".

Les pourcentages des différents corps introduits dans la colonne sont respectivement proportionnels aux aires des pics les représentant sur le chromatogramme. L'étude dimensionnelle des pics (on fait le produit de leur hauteur par leur largeur à mi-hauteur) permet de connaître la quantité relative de chacun des acides gras.

Pour connaître ces quantités en valeur absolue, nous avons utilisé une méthode mentionnée par BEN ABDELKADE MAZLIAK et CATESSON (1969) consistant à ajouter une quantité connue d'un étalon interne, l'ester méthylique de l'acide heptadécanoïque, à une partie aliquote des esters méthyliques, cet acide étant absent dans l'extrait à analyser. O sait alors à quelle quantité réelle d'acides gras correspon le cm2 de surface du pic chromatographique, en admettant qu

le coefficient de réponse du détecteur soit le même pour tous les acides gras considérés.

III - EXTRACTION ET DOSAGE DES COMPOSES PHENOLIQUES

Nous avons utilisé la technique mise au point pour l'étude des composés phénoliques des sarments. Elle a été décrite en détail par DARNE (1975).

1°/ Extraction

La plupart des composés phénoliques, notamment les tanins et les anthocyanes, étant solubles dans l'eau et dans l'alcool, on procède à l'extraction de ces substances en faisant agir sur la poudre végétale un mélange d'eau et d'éthanol, en proportions égales.

Un poids connu d'échantillon est donc mixé, à grande vitesse, dans un solvant hydroalcoolique auquel on a ajouté du chloroforme, afin d'éliminer les lipides et les pigments chlorphylliens susceptibles de gêner les dosages ultérieurs. Les deux phases (hydroalcoolique et chloroformique) sont ensuite séparées par centrifugation. On récupère seulement la fraction hydroalcoolique, c'est-à-dire celle qui contient les phénols. Il ne reste plus qu'à éliminer l'alcool et l'on obtient finalement un extrait aqueux sur lequel les composés phénoliques peuvent être dosés quantitativement.

La méthode d'extraction que nous avons employée possède de nombreux avantages : elle est rapide, parfaitement reproductible et permet d'obtenir à partir d'un échantillon, une quantité de substances phénoliques plus importante que celle que l'on obtient en utilisant la méthode décrite par P. RIBEREAU-GAYON (1968).

2°/ Dosage

Sur l'extrait aqueux obtenu, on dose les composés phénoliques totaux, puis on détermine la teneur en tanins leucoanthocyaniques.

a) Composés phénoliques totaux

La méthode de dosage utilisée repose sur l'oxydation des composés phénoliques par le réactif de FOLIN et CIOCALTEU (acide phosphotungstique + acide phosphomolybdiqu Ce réactif présente l'avantage de réagir avec toutes les fonctions phénol (en particulier les monophénols et les diphénols).

Lors de l'oxydation des phénols, le réactif de FOLIN-CIOCALTEU est réduit en un mélange d'oxydes bleus de tungstène et de molybdène. La coloration ainsi produite, dont l'absorption est maximale à une longueur d'onde de 720-725 nm, est proportionnelle aux taux de composés phénoliques.

Pratiquement, au bout d'une heure, on détermine la densité optique de la solution préparée pour l'analyse, sous 1 cm d'épaisseur, à 725 nm de longueur d'onde, par rapport à une même solution dépourvue de composés phénoliques.

Par convention, les résultats obtenus sont exprimés par cette densité optique multipliée par 10 ; ils sont reportés sur un graphique en fonction du temps.

b) Tanins leucoanthocyaniques

Ce dosage est réalisé selon la méthode de MASQUELIER et al. (1959). Cette méthode est basée sur la propriété qu'ont les tanins leucoanthocyaniques (monomères leucoanthocyanidines et polymères = flavolanes) de se transformer en anthocyanes colorées par chauffage en milieu acide. On apprécie la différence de coloration par rapport à un témoin.

On utilise deux tubes contenant une dilution connue de la solution à analyser. On acidifie par Hcl et on porte l'un des tubes au bain-marie à 100° C.

On mesure la densité optique des deux tubes par rapport à l'eau distillée sous 1 cm d'épaisseur, à la longueur d'onde de 550 nm. La différence des mesures correspond aux anthocyanes apparues par transformation des leucoanthocyanidols (leucoanthocyanidine et flovalanes) ; les anthocyanes naturelles n'étant pas affectées par le chauffage.

Pour exprimer les résultats, on rapporte la différence des densités optiques à une courbe étalon qui donne directement la teneur en tanins leucoanthocyanique en mg/g.

La courbe étalon est établie à partir d'une solution mère, de titre connu, préparée avec un échantillon de leucoanthocyane extrait du Pin maritime. La solution mère est constituée de 1 g de leucoanthocyane dans 1 l d'eau distillée et elle sert à préparer ensuite 8 tubes à essais de concentrations différentes et connues.

La teneur en tanins leucoanthocyaniques, exprimée en mg/g de matière sèche, est ensuite reportée sur un graphique en fonction du temps.

IV - DOSAGE DE L'AZOTE TOTAL

Pour le dosage de l'azote total (azote minéral + azote organique), nous avons utilisé la méthode classique de KJELDAHL.

Le principe en est le suivant : par attaque avec de l'acide sulfurique et en présence d'un catalyseur, l'azote organique de la poudre végétale est transformé en sulfate d'ammonium. Par distillation et en présence de lessive de soude en excès, l'ammoniaque est libéré de la solution complexe d'attaque, entraînée par la vapeur d'eau

surchauffée et recueillie dans l'acide sulfurique titré.

Nous avons suivi pour les bourgeons latents de la Vigne, le protocole mis au point pour les sarments (BOUARD 1960 et 1966) et toutes les analyses ont été faites en partant d'une prise d'essai de 100 mg car nous ne possédions évidemment qu'une quantité très limitée de poudre de bourgeons.

Pour la distillation, nous avons utilisé l'appareil de PARNAS et WAGNER, type F. MARTIN.

L'ammoniaque a été recueilli dans de l'acide sulfurique N/70, en présence d'alizarine sulfonate de soude comme indicateur et le titrage en retour a été effectué avec de la soude N/140. (1 ml d'acide sulfurique N/70 correspond à 0,2 mg d'azote).

Les résultats sont exprimés en mg/g de matière sèche.

V - DETERMINATION DE LA TENEUR EN CENDRES ET EN ELEMENTS MINERAUX

Pour effectuer le dosage des éléments minéraux, il est nécessaire de faire au préalable une incinération et de solubiliser les cendres obtenues.

1°/ Obtention des cendres

On utilise un four à moufle et des capsules en silice dans lesquelles on met 100 mg de poudre préalablement séchée. Le four est porté à 450 - 480°. On obtient des cendres et on poursuit l'opération jusqu'à poids constant.

2°/ Préparation de la solution à doser

On couvre la capsule par un verre de montre, on ajoute 5 ml HCl R.P. et on rince le verre de montre. On chauffe légèrement sur une plaque chauffante jusqu'à l'apparition de fumées blanches. On filtre sur papier filtre sans cendres et on recueille le filtrat dans une fiole jaugée de 100 ml. On rince plusieurs fois la capsule avec de l'eau distillée bouillante. On complète la solution à 100 ml, on bouche et on homogénéise bien. La solution est prête pour les différents dosages.

3°/ Techniques de dosages

Elles diffèrent suivant les éléments à doser :

1 - Colorimétrie : pour le phosphore
2 - Spectrophotométrie d'émission : pour le potassium et le sodium
3 - Spectrophotométrie d'absorption atomique : pour le calcium, le magnésium, le fer, le cuivre, le manganèse, le zinc et l'aluminium.

Les faits essentiels concernant ces diverses techniques sont rappelés dans les paragraphes suivants.

4°/ Dosage du phosphore

La méthode employée (méthode de Duval) est basée sur la réduction du complexe phosphomolybdique par l'acide ascorbique. La solution obtenue est passée au colorimètre à 850 nm, longueur d'onde pour laquelle se produit le maximum d'absorption.

5°/ Dosage des autres éléments minéraux

Il est réalisé avec le spectrophotomètre Varian Techtron 1200. Cet appareil comprend un ensemble nébuliseur-brûleur, un monochromateur, une source lumineuse et un système de détection et de mesure. Il fonctionne en émission ou en absorption.

Pour le dosage de l'Al, on utilise une flamme acétylène-Protoxyde d'azote (2955° C). Pour le dosage de Ca, Mg, Fe, Mn, Zn et Cu, c'est une flamme acétylène-air (2325° C).

On introduit la solution à doser dans la flamme en la pulvérisant aussi rapidement que possible.

La source lumineuse utilisée (lampe à cathode creuse) émet aussi sélectivement que possible la raie de résonance de l'élément à doser.

Les longueurs d'onde (λ) des raies de résonance pour les élements qui nous intéressent sont données dans le tableau A.

Pour déterminer les concentrations, on sait qu'à une longueur d'onde donnée, et pour un élément déterminé, correspond un intervalle de concentrations de cet élément pour lequel les conditions de mesure sont optimales. Cet intervalle de concentrations et cette longueur d'onde sont données par des tables et indiquées dans le tableau A.

Pour étalonner l'appareil de mesure, on réalise une gamme étalon où l'élément à doser est présent à des concentrations connues. Les solutions étalons sont donc établies en tenant compte des concentrations comprises dans l'intervalle donné par les tables.

Les solutions étalons sont préparées à partir de solutions mères à 10, 100 ou 1000 γ/litre, elles-mêmes préparées à partir d'un sel de l'élément à doser (tableau B).

Le système de mesure de l'appareil est muni d'un

TABLEAU A

Eléments à doser	λ/nm	Intervalle des concentrations en γ/ml
Ca	422,67	0,5 à 4,0
Mg	285,21	0,1 à 0,4
Fe	248,33	2,5 à 10
Mn	279,48	1,0 à 4,0
Zn	213,86	0,4 à 1,6
Cu	324,75	2,0 à 6,0
Al	309,27	5 à 40

TABLEAU B

Eléments	Solution mère en γ/ml	sel utilisé	Solution fille en γ/ml	gamme étalon en γ/ml
Ca	1000	$CaCO_3$ anhydre	100	0,5-1-2-3-4
Mg	1000	$MgCl_2$	10	0,1-0,2-0,4
Fe	200	Sel de Mohr	100	2,5-5-8-10
Mn	100	$MnSO_4H_2O$	100	1-2-3-4
Zn	1000	$ZnCl_2$	100	0,4-0,8-1,2-1,6
Cu	1000	$CuSO_4$	100	2-4-8
Al	1000	alun de potassium	100	5-10-20-30-40

écran à affichage numérique qui permet de déterminer la concentration des solutions étudiées.

Pour Na et K, l'appareil fonctionne en émission. Il est nécessaire d'établir une courbe de référence à l'aide de solutions étalons car, lorsque les concentrations dépassent une certaine valeur, l'intensité de la raie n'est plus une fonction linéaire de la concentration et les courbes s'incurvent.

oOo

CHAPITRE PREMIER

VARIATIONS DU CONTENU EN ACIDES GRAS DES BOURGEONS LATENTS AU COURS DE LEUR CYCLE VÉGÉTATIF

On connaît l'importance des lipides dans les cellules vivantes et notamment au niveau des membranes biologiques. L'étude des acides gras présente donc un grand intérêt et, depuis la mise au point des méthodes de chromatographie en phase gazeuse, d'innombrables recherches ont été entreprises sur ces substances. Dans son ouvrage classique, MAZLIAK (1968) mentionne les principaux résultats obtenus en ce qui concerne les organes végétatifs et les organes reproducteurs des plantes supérieures et l'on constate alors, à la lecture de cet ouvrage, que l'étude des bourgeons n'a guère attiré l'attention des chercheurs.

En ce qui concerne la Vigne, on sait maintenant (ALSAIDI et al., 1974) que les yeux latents de l'Ugni blanc renferment 5 acides gras principaux. Ce sont les acides palmitique ($C_{16:0}$), stéarique ($C_{18:0}$), oléique ($C_{18:1}$), linoléique ($C_{18:2}$) et linolénique ($C_{18:3}$), c'est-à-dire les mêmes acides gras que ceux des sarments étudiés notamment par ATALAY (ATALAY et al. 1973, ATALAY, 1975).

Nous nous proposons, dans ce chapitre, de voir comment évoluent tout au long de leur cycle végétatif les

teneurs et les proportions relatives des acides gras de ces bourgeons. Nous essaierons ensuite de donner une interprétation des résultats obtenus.

Précisons dès maintenant que toutes les teneurs qui seront indiquées par la suite ont été exprimées en microgrammes par gramme de matière sèche (µg/g m.s.).

I - VARIATIONS DE LA TENEUR EN ACIDES GRAS

Nous étudierons d'abord les variations qui affectent les divers acides gras, puis celles qui se rapportent aux acides gras totaux (a.g.t.), et enfin celles qui caractérisent les acides gras saturés (a.g.s.) et insaturés (a.g.i.).

A - Variations affectant les 5 acides gras

Les résultats obtenus (Tableau I) sont représentés sur la figure 1 (graphique du bas). L'examen des 5 courbes correspondant aux 5 acides gras étudiés permet de mettre en évidence les faits suivants :

a) Il se produit des variations continuelles de la teneur en acides gras pendant toute la période étudiée, aussi bien pendant la période de repos de la Vigne que pendant sa période de vie active.

b) Les 5 courbes sont pratiquement parallèles pendant la plus grande partie du cycle végétatif des bourgeons. Autrement dit, les 5 acides gras présentent le même type de variations. Il y a lieu de remarquer toutefois que l'acide linolénique, ainsi que l'acide linoléique, mais à un degré moindre, se comportent d'une façon différente à partir du début du mois de janvier.

c) Les variations observées permettent de délimiter 6 phases :

1 - Une phase de diminution de la teneur en acides gras qui se poursuit jusqu'à la mi-juin. Cette diminution est extrêmement sensible pour l'acide linoléique dont la teneur passe de 3400 µg/g m.s. le 4 juin à 1400 µg le 18 juin.

2 - Une phase d'augmentation qui se termine fin Juillet. Le comportement des acides stéarique, oléique et linolénique est identique : les teneurs augmentent progressivement et à peu près à la même vitesse du 18 juin au 26 juillet. En ce qui concerne l'acide palmitique, la teneur augmente plus lentement jusqu'au 9 juillet et ce comportement se rapproche de celui de l'acide linoléique pour lequel ne se produit pratiquement aucune variation pendant cette même période.

3 - Une phase de diminution rapide qui prend fin le 21 août et qui est particulièrement rapide du 13 au 21 août. Tous les acides gras évoluent exactement de la même manière pendant cette période.

4 - Une phase de stabilisation relative qui s'étale jusque fin octobre. A la fin de cette phase, il se produit une diminution de teneur assez bien marquée pour la plupart des acides gras ; elle est d'ailleurs précédée d'une légère augmentation, notamment pour les acides linoléique et linolénique.

5 - Une phase d'augmentation qui se poursuit jusqu'à la fin du mois de décembre pour tous les acides gras, sauf pour l'acide linoléique, pour lequel elle est plus rapide et beaucoup plus brève.

6 - La dernière phase est caractérisée par une diminution des teneurs des acides palmitique, stéarique et oléique, alors que celles des acides linoléique et linolénique augmentent.

d) Les acides gras des bourgeons ont des teneurs très différentes. D'une façon générale on peut dire que l'acide le plus faiblement représenté est l'acide stéarique (1200 µg/g m.s. le 26-VII) et que l'acide le plus abondant est l'acide linoléique (3000 µg/g m.s. environ le 26-VII

jusque fin décembre, l'acide linolénique après cette date. Pour les autres acides, il existe quelques fluctuations en fonction des diverses phases du cycle végétatif. En ce qui concerne l'acide palmitique on peut remarquer que sa teneur est à peu près le double de celle de l'acide stéarique jusqu'au début décembre.

B - Variations affectant les acides gras totaux

Etant donnée l'allure des variations des divers acides gras telles que nous venons de les décrire, la courbe qui représente les variations des acides gras totaux (fig. 2) présente évidemment les mêmes caractéristiques essentielles et permet donc de distinguer les mêmes phases. Mais cette courbe met, en outre, en relief les faits suivants :

a) La teneur en acides gras totaux des bourgeons latents est élevée. Elle est de l'ordre de 9000 µg/g m.s. (tableau II) au début de juin et atteint sa valeur la plus élevée le 26 juillet (plus de 10 000 µg/g m.s.). Pendant l'hiver, elle est comprise entre 5000 et 7000 µg/g m.s. Pendant la même période, celle des sarments ne dépasse pas 4000 µg/g m.s. (ATALAY, 1975).

b) Du 26 juillet au 21 août, la diminution de la teneur en acides gras totaux est spectaculaire, puisqu'elle passe de 10 500 à 4000 µg/g m.s. Elle diminuera encore fin octobre avant de remonter de nouveau.

c) La diminution de teneur qui affecte les acides gras fin octobre, ainsi que nous l'avons déjà signalé, se trouve ici fortement accentuée : elle passe de 4000 µg/g m.s. le 22 octobre à 3000 µg/g m.s. le 29 octobre, soit une diminution de 25 % en 8 jours.

d) A partir du 29 octobre, la teneur en acides gras totaux augmente constamment, d'abord assez rapidement, puis lentement à partir de la fin du mois de décembre. Cet-

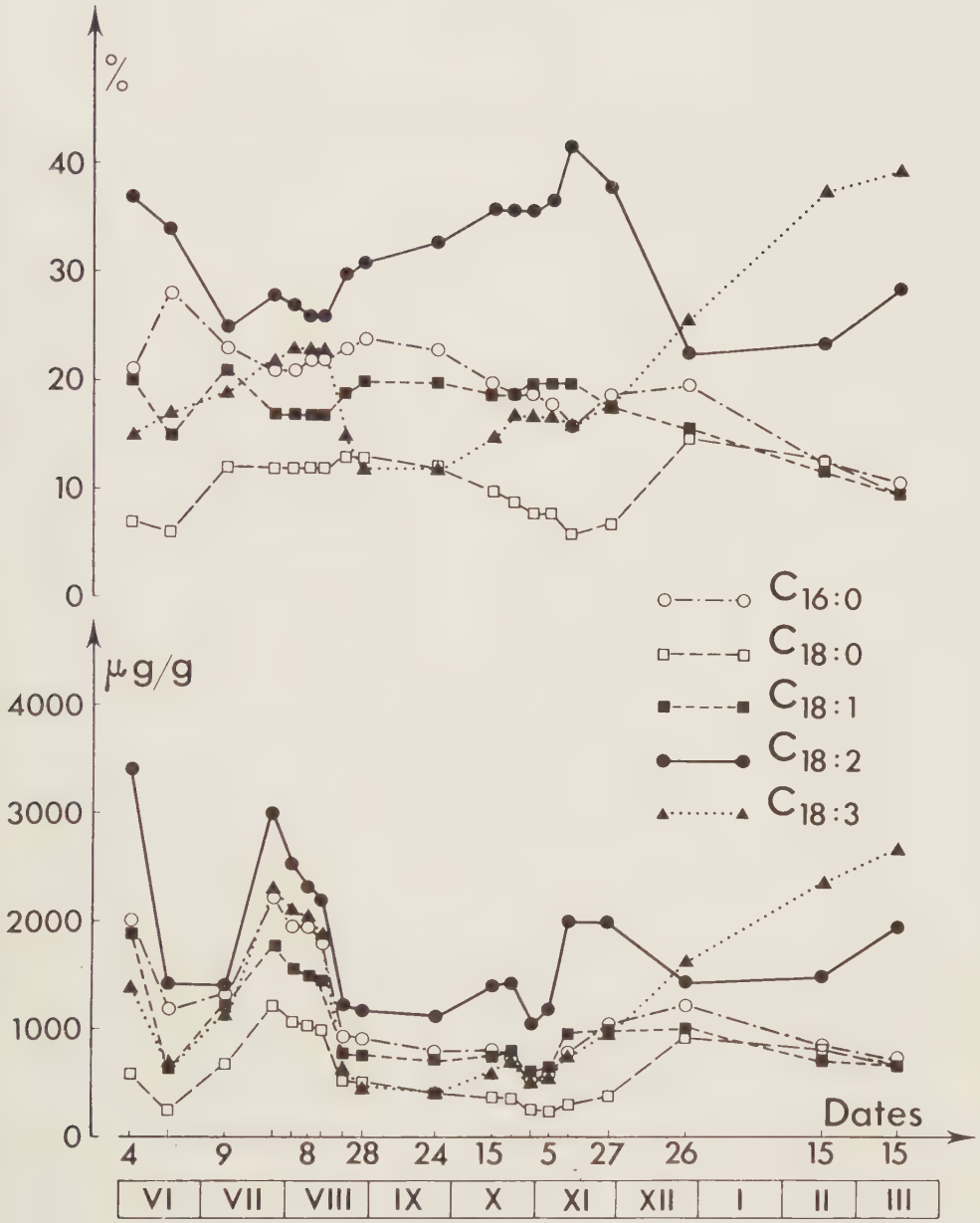


Fig. 1 : *En haut* : variations des proportions relatives des acides gras des bourgeons latents.
En bas : variations des teneurs en acides gras (en µg/g m.s.) des bourgeons latents.

TABLEAU I

Teneur en acides gras des bourgeons latents (en µg/g m.s.)

Dates	$C_{16:0}$	$C_{18:0}$	$C_{18:1}$	$C_{18:2}$	$C_{18:3}$
4-VI-73	1998	610	1871	3408	1386
18	1172	251	635	1423	684
9-VII	1322	677	1226	1417	1124
26	2236	1125	1770	2997	2285
2-VIII	1966	1067	1540	2520	2121
8	1962	1035	1499	2321	2038
13	1806	1001	1457	2200	1907
21	930	522	769	1232	622
28	917	481	741	1176	460
24-IX	778	408	700	1127	408
15-X	790	373	755	1407	574
22	753	368	776	1419	688
29	551	251	587	1045	486
5-XI	580	245	638	1181	547
12	768	295	958	2006	748
27	1008	367	970	1995	955
26-XII	1223	929	998	1456	1634
15-II-74	837	818	713	1499	2372
15-III	713	672	676	1960	2686

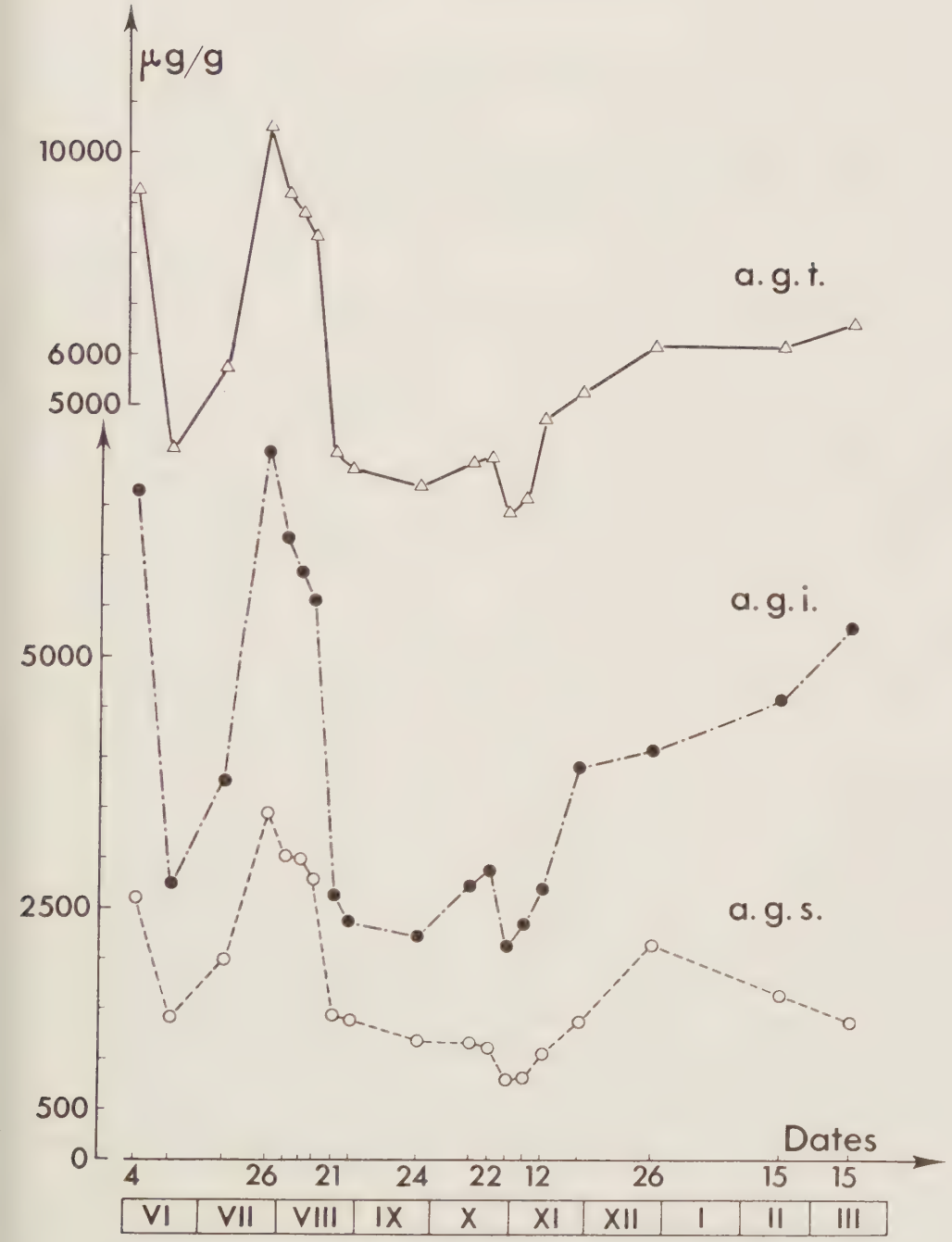


Fig. 2 : Variations des teneurs en acides gras totaux (a.g.t.), insaturés (a.g.i.) et saturés (a.g.s.) des bourgeons latents. Les teneurs sont exprimées en µg/g m.s.

TABLEAU II

Teneur en acides gras totaux (a.g.t.), saturés (a.g.s.) et insaturés (a.g.i.) des bourgeons latents (en µg/g m.s.)

Dates	a.g.s.	a.g.i.	a.g.t.
4-VI-1973	2608	6665	9273
18	1423	2742	4165
9-VII	1999	3767	5766
26	3461	7052	10513
2-VIII	3033	6181	9214
8	2997	5858	8855
13	2807	5564	8371
21	1452	2623	4075
28	1398	2377	3775
24-IX	1186	2235	3421
15-X	1163	2736	3899
22	1121	2883	4004
29	802	2118	2920
5-XI	825	2366	3191
12	1063	3712	4775
27	1375	3920	5295
26-XII	2152	4088	6240
15-II-1974	1655	4584	6239
15-III	1385	5322	6707

te augmentation, nous le rappelons, n'est pas due à une augmentation de la teneur de tous les acides gras.

C - Variations affectant l'ensemble des acides gras insaturés et des acides gras saturés

La distinction de ces deux catégories d'acides gras nous amène à faire les remarques suivantes :

a) De juin à mars, la teneur en acides gras insaturés est toujours plus élevée que la teneur en acides gras saturés (tableau II et fig. 2). La différence est très fortement accentuée de fin juillet à la mi-août, redevient moins importante vers la fin du mois d'août et s'accentue ensuite progressivement et de plus en plus fortement jusqu'en mars.

b) Les teneurs en ces deux catégories d'acides gras varient constamment et beaucoup pendant toute la durée du cycle végétatif. L'amplitude des fluctuations n'est pas la même aux différentes phases de ce cycle.

c) La 4ème phase que nous avons définie dans le premier paragraphe est caractérisée par une diminution constante de la teneur en acides gras saturés. Cette diminution est lente et régulière jusque fin octobre où, en quelques jours, elle s'accentue assez nettement. Pour les acides gras insaturés, cette diminution observée fin octobre est davantage marquée, car elle est précédée d'une augmentation assez importante. Cette augmentation, déjà signalée lors de l'étude des divers acides gras, est donc due essentiellement aux acides gras insaturés. Autrement dit, à cette époque précise, l'ensemble des acides gras saturés d'une part et l'ensemble des acides gras insaturés d'autre part ont un comportement différent.

d) De fin octobre à fin décembre, la teneur en a.g.i. augmente très brusquement d'abord, puis très lentement, alors que la teneur en a.g.s. augmente régulièrement, plus progressivement.

e) A partir de la fin du mois de décembre, la teneur en a.g.i. continue d'augmenter, tandis que la teneur en a.g.s. diminue. Ces deux catégories d'acides gras évoluent donc alors de façon inverse. Il faut noter toutefois que $C_{18:1}$ se comporte comme les a.g.s. et que, par conséquent, sa teneur diminue. La fin du mois de décembre, tout au moins pour le cycle végétatif considéré, marque donc une étape très nette dans le métabolisme lipidique des bourgeons.

II - VARIATIONS DES PROPORTIONS RELATIVES DES ACIDES GRAS

Dans ce paragraphe, nous verrons d'abord comment évoluent les proportions relatives des divers acides gras, puis celles des acides gras saturés et insaturés (tableau III).

A - Cas des 5 acides gras

Les courbes de la figure 1 (graphique du haut) qui représentent les variations des proportions relatives de acides gras étudiés mettent en évidence un certain nombre de faits.

a) Les proportions relatives des 5 acides gras des bourgeons latents de l'Ugni blanc varient constamment au cours du cycle végétatif. Il se produit donc des remaniements incessants dans le contenu lipidique de ces bourgeons.

b) L'amplitude des fluctuations ainsi observées est très variable suivant les acides gras. Les variations les plus spectaculaires affectent les acides stéarique et linoléique et se font en sens inverse. Pour les divers acides gras, l'amplitude maximale n'est pas atteinte forcément à la même période. C'est ainsi que les proportions de l'acide linoléique varient fortement de la mi-novembre à fin décembre et que celles de l'acide linolénique présen-

TABLEAU III

Proportions relatives des acides gras des bourgeons latents

Dates	$C_{16:0}$	$C_{18:0}$	$C_{18:1}$	$C_{18:2}$	$C_{18:3}$
4-VI-1973	21	7	20	37	15
18	28	6	15	34	17
9-VII	23	12	21	25	19
26	21	12	17	28	22
2-VIII	21	12	17	27	23
8	22	12	17	26	23
13	22	12	17	26	23
21	23	13	19	30	15
28	24	13	20	31	12
24-IX	23	12	20	33	12
15-X	20	10	19	36	15
22	19	9	19	36	17
29	19	8	20	36	17
5-XI	18	8	20	37	17
12	16	6	20	42	16
27	19	7	18	38	18
26-XII	20	15	16	23	26
15-II	13	13	12	24	38
15-III	11	10	10	29	40

tent leurs fluctuations les plus importantes de fin novembre à fin mars.

c) De la mi-août au début du mois de novembre, la tendance générale des acides palmitique, oléique et stéarique est de diminuer. Pendant la même période, c'est l'évolution inverse qui caractérise les 2 autres acides.

On peut préciser en outre que la tendance à augmenter qui caractérise les proportions de l'acide linolénique dès la fin août se poursuit jusqu'en mars, alors que pour les proportions de l'acide oléique, c'est une tendance à la diminution que l'on observe pendant la même période.

d) Quel que soit l'acide gras considéré, on constate qu'il se produit peu de variations pendant les 15 - 20 premiers jours d'août. Pendant toute cette période, les proportions relatives des divers acides gras restent à peu près constantes.

e) A la fin du mois de décembre, on observe sur les courbes un changement de pente bien marqué seulement pour les acides linoléique, palmitique et stéarique. Cela peut permettre de penser que cette date ne marquerait pas une étape majeure dans l'évolution des bourgeons, les coupures majeures se situant alors finalement vers la mi-août et début novembre.

B - Cas des acides gras saturés et insaturés

Les variations des rapports entre les deux catégories d'acides gras, saturés et insaturés, sont représentées sur la figure 3. Le graphique qui correspond aux valeurs prises par le rapport a.g.i./a.g.s. met en relief les différences qui se manifestent au cours du cycle végétatif. On se rend bien compte ainsi que les dates suivantes : fin juillet, fin août, mi-novembre et fin décembre correspondent à des modifications très nettes du métabolisme des acides gras dans les bourgeons latents.

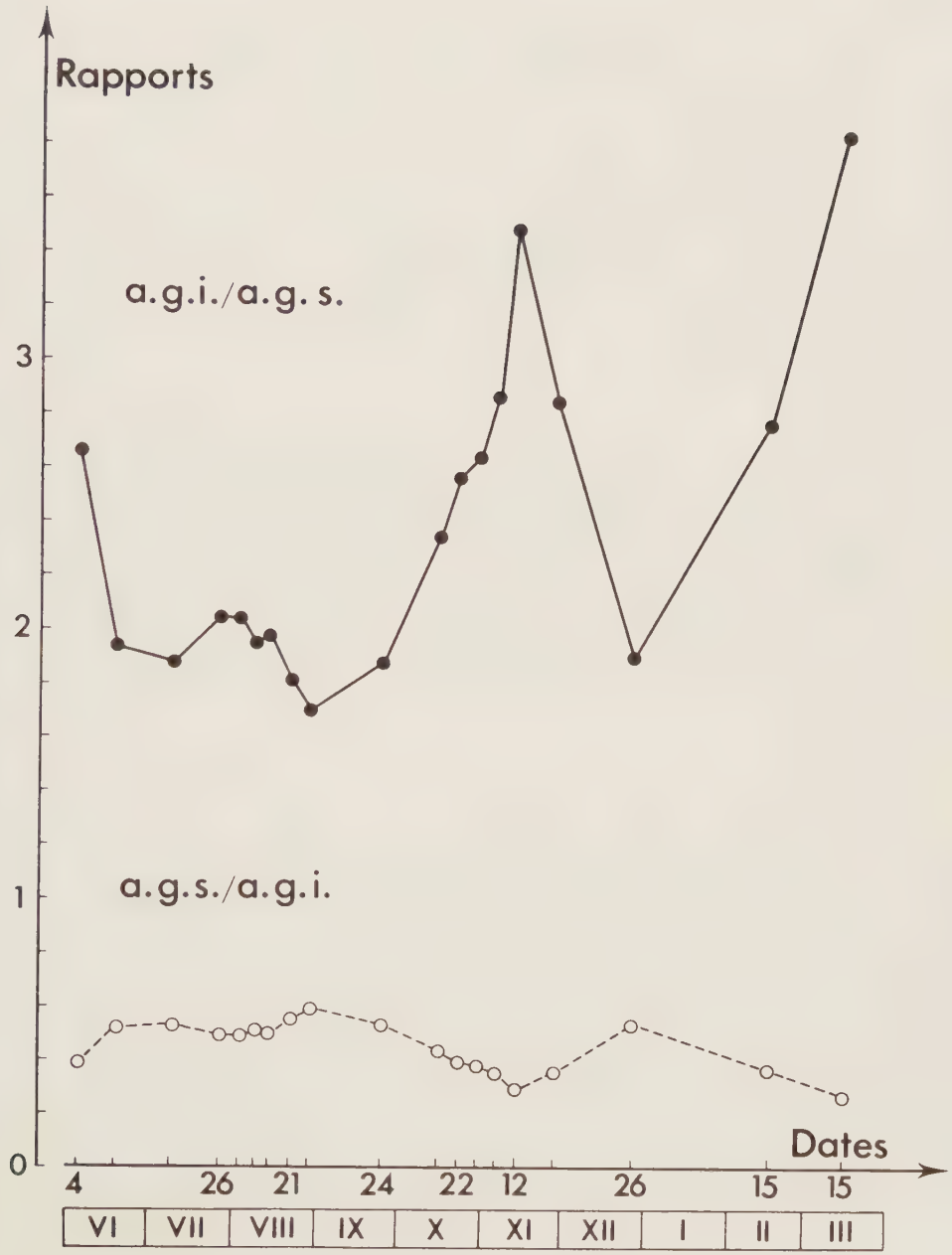


Fig. 3 : Variations des rapports a.g.i./a.g.s.

Le rapport a.g.i./a.g.s. subit donc des variations extrêmement importantes de juin à mars. Sa valeur la plus faible, 1,7, s'observe en août, sa valeur la plus forte, voisine de 4, en mars, mais une valeur très élevée (3,5) apparaît aussi à la mi-novembre. Cette valeur marque le terme de la période d'accumulation des acides gras insaturés qui avait débuté fin août ; elle est tout à fait transitoire, car elle diminuera tout de suite et un mois et demi plus tard la valeur du rapport a.g.i./a.g.s. n'atteindra même pas 2, ce qui correspond à une des valeurs les plus faibles de ce rapport.

Ainsi, l'étude du contenu en acides gras des yeux latents de l'Ugni blanc montre que des variations incessantes se produisent, aussi bien pendant l'hiver que durant la période de croissance de la Vigne. Ces variations affectent tous les acides gras et non seulement leurs teneurs mais aussi leurs proportions relatives, ce qui traduit l'existence de remaniements continuels pendant toutes les phases du cycle végétatif des bourgeons latents.

oOo

CHAPITRE II

VARIATIONS DE LA TENEUR EN COMPOSÉS PHÉNOLIQUES TOTAUX ET EN LEUCOANTHOCYANES DES BOURGEONS LATENTS AU COURS DE LEUR CYCLE VÉGÉTATIF

D'une façon générale, les composés phénoliques des végétaux ont fait l'objet d'innombrables travaux et l'on trouvera une mise au point sur cette question dans l'ouvrage de P. RIBEREAU-GAYON publié en 1968. En ce qui concerne plus spécialement la Vigne, les premières recherches, faites sur les feuilles et les raisins, remontent au siècle dernier. Les variations des composés phénoliques des sarments au cours du cycle végétatif, qui avaient été peu étudiées, ont fait l'objet des recherches récentes de DARNE (1975) et dans la mise au point faite par cet auteur (1975) on remarque qu'aucun travail se rapportant aux bourgeons ne se trouve mentionné. Il y avait donc là une lacune à combler.

En outre, les comparaisons qui ont été faites par ATALAY (1975) et DARNE (1975) entre les variations des acides gras et des composés phénoliques des sarments ont montré que ces substances évoluaient en sens inverse pendant la plus grande partie du cycle végétatif. Il était

donc intéressant également de voir si le même phénomène se produisait dans le cas des bourgeons latents portés par les sarments.

I - VARIATIONS DES COMPOSES PHENOLIQUES TOTAUX

Les résultats obtenus sont donnés dans le tableau IV et représentés sur la figure 4 (graphique du haut). Ils ont été exprimés par un indice arbitraire, correspondant à 10 fois la densité optique (10 x D.O) obtenue à 725 nm après réduction du réactif de FOLIN-CIOCALTEU par les composés phénoliques totaux (CPT) des échantillons analysés. Ces résultats montrent que l'évolution des CPT passe par les phases suivantes :

a) Du début de juillet au début d'août, la teneur en CPT des bourgeons latents augmente rapidement. Elle atteint le 2 août une valeur élevée, qui correspond à la valeur maximale en CPT des bourgeons au cours du cycle végétatif.

b) A cette phase d'augmentation succède une phase de diminution qui se poursuit jusque fin octobre. La diminution est d'abord rapide et régulière jusque fin septembre, puis elle devient plus lente et, entre le 22 et le 29 octobre, on constate qu'il se produit une chute brutale de la teneur en CPT.

c) Du 29 octobre à fin novembre, on observe une nouvelle augmentation des CPT. La teneur atteinte à cette date est du même ordre que celle qui avait été notée fin septembre.

d) De fin novembre à mars se produit une nouvelle diminution de la teneur en CPT. Elle est régulière et lente. Fin mars, il semble que les CPT aient tendance à augmenter très légèrement.

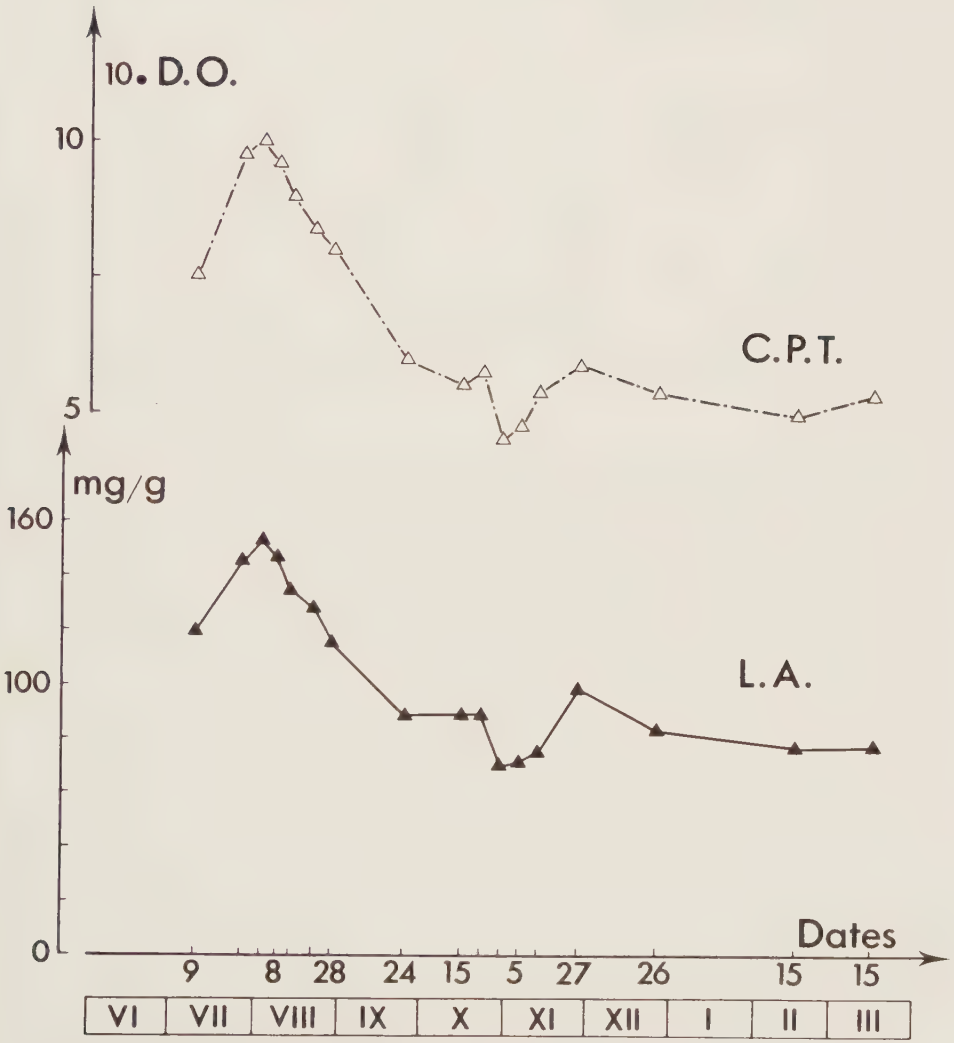


Fig. 4 : Variations des teneurs en composés phénoliques totaux (C.P.T. 10 x D.O.) et en leucoanthocyanes (L.A., mg/g m.s.) des bourgeons latents.

TABLEAU IV

Les composés phénoliques des bourgeons latents
(CPT = composés phénoliques totaux, LA = leucoanthocyanes)

Dates	L.A. mg/g m.s.	C.P.T. (10xD.O.)
9-VII-1973	120	7,55
26	145	9,75
2-VIII	153	1,00
8	146	9,60
13	135	9,00
21	128	8,40
28	115	8,00
24-IX	89	6,00
15-X	89	5,55
22	89	5,76
29	70	4,55
5-XI	71	4,82
12	75	5,37
27	98	5,88
26-XII	83	5,35
15-II-1974	77	5,00
15-III	77	5,35

II - VARIATIONS DES TANINS LEUCOANTHOCYANIQUES

Les résultats obtenus (tableau IV) sont exprimés en mg de L.A. par gramme de matière sèche (mg/g m.s.). La figure 4 (graphique du bas) représente ces résultats.

La comparaison de la courbe qui traduit les variations des L.A. avec celle qui correspond aux variations des CPT montre une analogie frappante. Il est donc possible de distinguer exactement les mêmes phases.

La seule différence qu'il y ait lieu de signaler est une différence de détail. Elle concerne la période qui s'étend de fin septembre à fin octobre ; cette période est ici un peu mieux individualisée (existence d'un palier) que dans le cas des CPT.

En définitive, les composés phénoliques totaux et les leucoanthocyanes ont exactement le même comportement tout au long du cycle végétatif. Si l'on veut caractériser très schématiquement l'allure générale des variations de ces substances, on peut dire qu'il s'agit d'une diminution de fin juillet à mars.

oOo

CHAPITRE III

VARIATIONS DE LA TENEUR EN AZOTE ET EN ÉLÉMENTS MINÉRAUX DES BOURGEONS LATENTS AU COURS DE LEUR CYCLE VÉGÉTATIF

Aucune étude sur les variations de la teneur en azote et en éléments minéraux des bourgeons latents au cours de leur cycle végétatif n'a été faite jusqu'à présent. Or, s'il est logique de penser que des variations de ces éléments sont susceptibles de se produire pendant toute la phase de croissance des bourgeons, il paraît *a priori* tout aussi logique de s'attendre à ce qu'aucune modification sensible de la teneur en ces éléments se produise pendant la phase de repos de la Vigne. En est-il réellement ainsi ? C'est ce que nous nous sommes proposé de vérifier en faisant cette étude.

I - VARIATIONS DE LA TENEUR EN AZOTE TOTAL

On connaît l'importance de l'azote chez les plantes supérieures. On sait que cet élément intervient notamment

dans la constitution des acides aminés, de l'auxine et de la chlorophylle. Il est donc intéressant de voir comment varie l'azote total dans les bourgeons.

Les variations mises en évidence au cours du cycle végétatif des bourgeons latents étudiés (tableau V) sont représentés sur la figure 5. On constate, ce qui est bien connu, que la teneur la plus élevée en azote total se trouve au début du cycle végétatif. Mais, en examinant plus attentivement la courbe de variations, on remarque en outre les faits suivants :

- La diminution de la teneur en azote total est rapide jusqu'à la mi-août, plus lente jusque fin septembre où la teneur minimale se trouve atteinte.

- A cette phase de diminution fait suite une phase d'augmentation lente jusque fin octobre, suivie d'une augmentation un peu plus brutale vers la mi-novembre. On observait d'ailleurs un phénomène analogue, mais situé quelques jours plus tôt, en ce qui concerne la teneur en cendres.

- A partir de la mi-novembre, la teneur en azote total, après avoir diminué légèrement, se maintient à une valeur stable.

II - VARIATIONS DE LA TENEUR EN CENDRES

La teneur en cendres des bourgeons latents diminue au cours du cycle végétatif (fig. 6). Supérieure à 50 mg par gramme de matière sèche au mois de juin, elle se stabilise autour d'une valeur voisine de 25 mg/g m.s. à la mi-octobre. A partir du mois de février, elle a tendance, semble-t-il, à augmenter légèrement.

Ces variations de la teneur en cendres se font en 3 étapes. Il y a d'abord une diminution régulière et assez rapide jusqu'à la fin du mois de juillet. A partir de

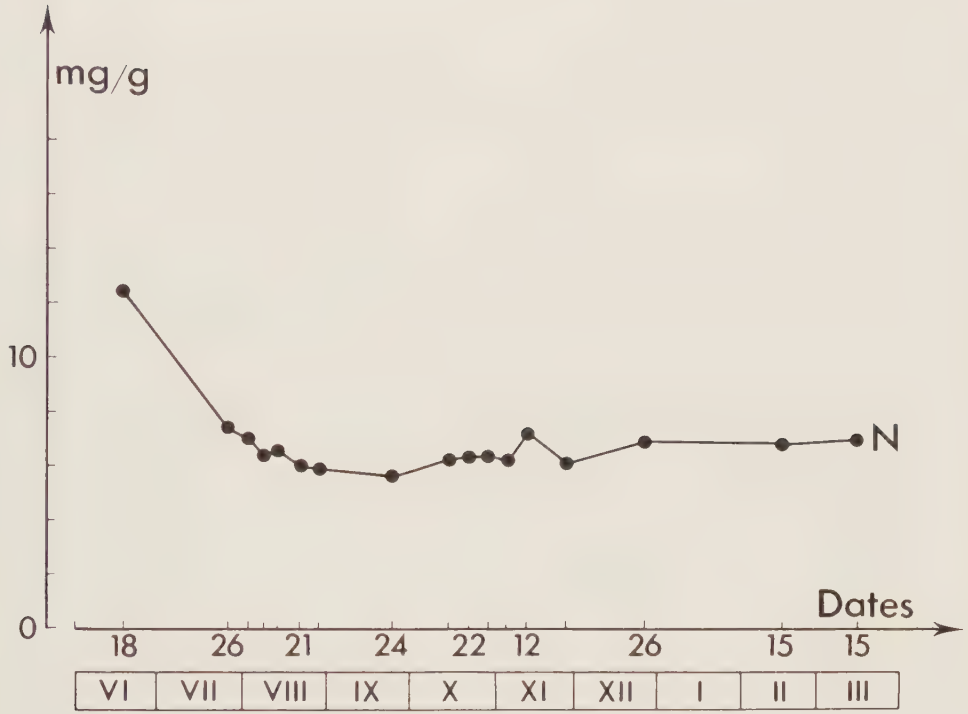


Fig. 5 : Variations de la teneur en azote total (en mg/g m.s.) des bourgeons latents.

cette date et jusque fin septembre, on observe un palier. De fin septembre à la mi-octobre, en une vingtaine de jours par conséquent, se produit une diminution assez sensible. Les bourgeons latents atteignent alors une teneur en cendres voisine de 25 mg/g m.s. et conservent cette teneur jusqu'au mois de février.

III - VARIATIONS DE LA TENEUR EN ELEMENTS MAJEURS (P, K, Na, Ca, Mg)

Nous étudierons successivement les variations du phosphore, puis celles des alcalins (potassium et sodium) et des alcalino-terreux (calcium et magnésium).

Les résultats obtenus sont donnés dans le tableau V et représentés sur la figure 7. Le graphique du bas montre que le phosphore et le magnésium sont beaucoup moins abondants que le calcium, le potassium et le sodium. Pour mieux faire apparaître les variations de ces deux éléments, nous les avons représentées sur un autre graphique, à une échelle plus grande (graphique du haut de la figure 7).

A - Phosphore

Bien qu'il ne soit présent qu'en très faible quantité chez les végétaux, le phosphore joue un rôle essentiel dans la vie des cellules, ne serait-ce que parce qu'il intervient, par exemple, dans la constitution des nucléotides, de l'ATP ou de certaines catégories de lipides.

Ce rôle du phosphore explique certainement sa présence en assez grande quantité dans les jeunes bourgeons en voie de croissance. Au début de juin, en effet, on en trouve près de 14 mg/g m.s. Cette teneur s'abaisse rapidement puisque, dès la fin du mois de juillet, elle tombe à une valeur voisine de 1 mg et restera, par la suite, toujours inférieure à 2 mg/g m.s.

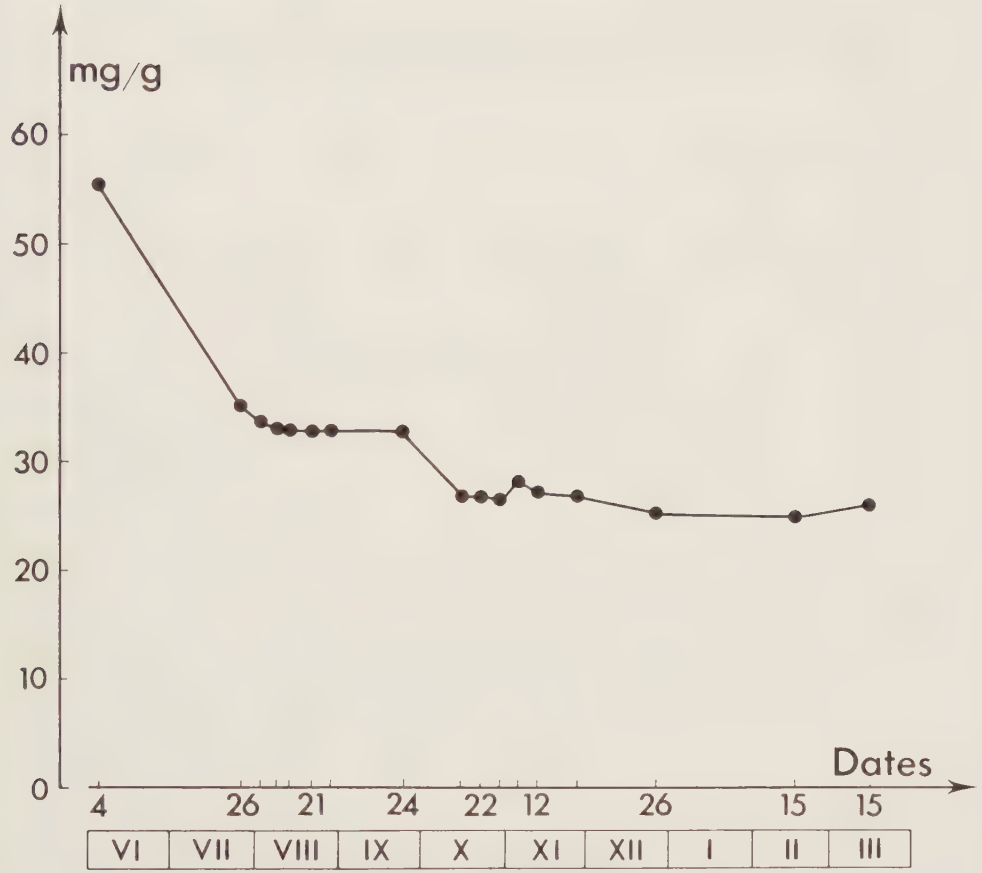


Fig. 6 : Variations de la teneur en cendres (en mg/g m.s.) des bourgeons latents.

TABLEAU V

Teneur en azote et en éléments minéraux
(éléments majeurs) des bourgeons latents (en mg/g m.s.)

Dates	N	P	K	Na	Ca	Mg
4-VI-1973	12,4	3,48	21,3	3,9	9,5	2,42
26-VII	7,4	1,36	15,7	4,0	10,3	1,98
2-VIII	7,0	1,13	13,7	4,7	11,8	1,84
8	6,4	1,12	13,6	4,3	11,5	1,88
13	6,6	1,14	11,9	2,9	12,3	2,02
21	6,0	1,01	12,1	2,2	11,5	1,92
28	5,9	1,03	11,2	7,0	11,1	1,98
24-IX	5,6	1,12	7,7	8,9	13,0	1,76
15-X	6,2	0,94	5,0	4,4	14,0	1,42
22	6,3	1,13	6,1	3,2	12,9	1,62
29	6,4	1,20	6,2	3,5	13,6	1,60
5-XI	6,2	1,19	5,4	7,2	12,3	1,48
12	7,2	1,30	6,1	3,5	11,6	1,44
27	6,1	1,27	5,0	2,1	12,8	1,62
26-XII	6,9	1,34	4,1	3,9	12,3	1,52
15-II-1974	6,8	1,26	2,1	4,6	14,3	1,86
15-III	7,0	1,43	2,6	4,9	14,5	1,96

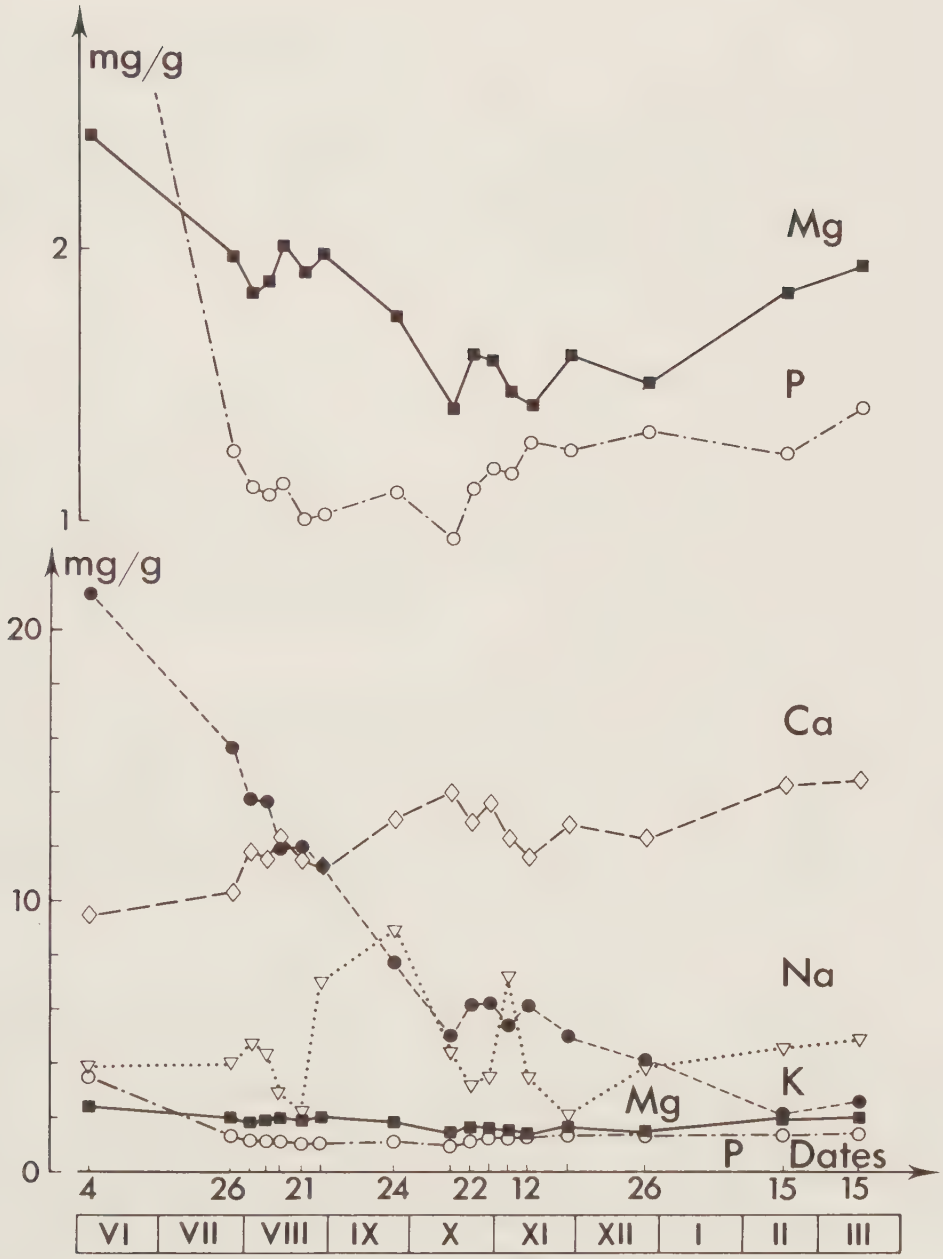


Fig. 7 : Variations de la teneur en éléments minéraux majeurs (en mg/g m.s.) des bourgeons latents.

Les variations du phosphore sont bien mises en évidence sur la figure 7 (graphique du haut). La phase de diminution intense et rapide y apparaît nettement. Il y fait suite, du début du mois d'août à la mi-octobre, une période au cours de laquelle la teneur en phosphore reste faible. Puis après une phase d'augmentation qui s'étale sur un mois (jusqu'à mi-novembre) la teneur en phosphore ne varie pratiquement plus.

B - Potassium

On attribue au potassium des rôles extrêmement variés et nul, actuellement, ne conteste son importance primordiale dans la physiologie des végétaux. Chez la Vign notamment, d'innombrables publications ont été consacrées à cet élément, mais ses variations au cours du cycle végétatif des bourgeons n'avaient fait, jusqu'à présent, l'objet d'aucune recherche.

En examinant la figure 7, on retrouve dans le cas des bourgeons un fait bien connu, à savoir que les organes jeunes sont plus riches en potassium que les organes âgés. Mais ici, la différence est particulièrement accusée puisque les jeunes bourgeons, au mois de juin, renferment plus de 20 mg/g m.s. de potassium et qu'ils n'en contiennent plus que quelques mg en février.

La tendance générale des variations du potassium dans les bourgeons est donc de diminuer constamment. On peut préciser que cette diminution se fait régulièremen et assez rapidement jusqu'à la mi-octobre. A partir de cet te date, une légère augmentation se produit et la teneur e potassium se stabilise aux environs de 6 mg/g jusqu'à la mi-novembre, soit pendant un mois. Par la suite se produit une nouvelle diminution et, finalement, la teneur en potas sium des bourgeons deviendra très faible comme nous l'avon déjà signalé.

C - Sodium

Le rôle physiologique du sodium est encore fort mal connu. Sa teneur dans les organes de la Vigne est variable et les diverses variétés sont inégalement résistantes à une trop grande abondance de cet élément.

Dans les bourgeons, la teneur en sodium varie entre 2 et 9 mg/g m.s. (fig. 7). Elle reste pratiquement stable et voisine de 2 mg/g durant deux périodes, en juin et en juillet d'une part, de fin décembre à mars d'autre part. Entre ces deux périodes, des fluctuations importantes se produisent. La teneur en sodium diminue, en effet, de fin juillet à la mi-août, augmente jusqu'à fin septembre, diminue de nouveau jusque fin octobre et atteint un nouveau maximum début novembre. Elle diminue ensuite jusque fin novembre, puis augmente légèrement et progressivement jusqu'en mars.

Il y a lieu de noter que toutes ces variations de la teneur en sodium semblent, de façon très générale, indépendantes des variations de la teneur en potassium. Cependant, le minimum observé fin octobre correspond à un léger maximum de la teneur en potassium et le maximum, bref mais accusé, qui se produit début novembre est concomitant d'une légère diminution de la teneur en potassium.

D - Calcium

Le seul fait que le calcium intervienne dans la constitution des membranes squelettiques des cellules souligne son importance chez les végétaux. Dans le cas de la Vigne, l'abondance du calcium est attestée par la grande quantité de cristaux (oxalate de calcium) que l'on trouve dans divers tissus. On rencontre de tels cristaux dans les bourgeons.

Dans les jeunes bourgeons (fig. 7), le calcium est représenté par une teneur de l'ordre de 10 mg/g m.s. Contrairement au potassium, cette teneur augmente progressivement jusqu'au mois de mars où elle atteint sa valeur

maximale, voisine de 15 mg/g m.s. Au cours du cycle végétatif la teneur en calcium des bourgeons latents augmente donc d'un tiers et, au cours de cette augmentation, on peut noter quelques fluctuations. On remarque alors que les maximums (mi-août, mi-octobre) ou les minimums (mi-novembre) correspondent respectivement à des minimums ou à des maximums de la teneur en potassium.

L'antagonisme que l'on observe généralement entre le calcium et le potassium se retrouve donc, dans le cas des bourgeons, à diverses étapes de leur cycle végétatif. Les variations du calcium, au cours de ce cycle, sont toutefois moins accentuées que celles du potassium, élément beaucoup plus mobile. Il y a lieu de remarquer, enfin, qu'à partir du mois de septembre, le calcium est l'élément minéral le plus abondant dans les bourgeons.

E - Magnésium

Cet élément, toujours présent chez les végétaux chlorophylliens, puisqu'il fait partie intégrante de la molécule de chlorophylle, intervient également comme activateur d'enzymes. Cependant, de même que le phosphore, le magnésium est toujours présent en faible quantité, et dans les bourgeons latents, ces deux éléments sont représentés par une teneur sensiblement égale (fig. 7), mais néanmoins toujours un peu plus forte pour le magnésium.

La teneur en magnésium est voisine de 2,5 mg/g m.s., en juin. Elle diminue jusqu'au début août, augmente légèrement pendant la première quinzaine de ce mois, puis diminue de nouveau jusqu'à la mi-octobre. A partir de la mi-novembre, elle a tendance à augmenter légèrement jusqu'en mars. Les minimums et maximums en magnésium correspondent respectivement à des minimums et à des maximums de la teneur en calcium à partir de la mi-octobre. Avant cette date au contraire, c'est une variation inverse que l'on observe, autrement dit, le magnésium évolue alors comme le potassium.

IV - VARIATIONS DE LA TENEUR EN OLIGO-ELEMENTS (Fe, Mn, Zn, Cu, Al)

Les résultats obtenus en ce qui concerne la teneur en oligo-éléments des bourgeons latents sont mentionnés dans le tableau VI et représentés sur la figure 8. On constate que toutes les teneurs sont comprises entre 0 et 200 µg/g (=γ/g) de matière sèche, à l'exception du fer qui atteint des teneurs plus élevées pendant la plus grande partie du cycle végétatif. De toutes façons, il ne faut pas perdre de vue au cours de l'étude de ces éléments que les variations que nous signalerons ne portent que sur quelques dizaines, voire quelques centaines de µg/g de matière sèche.

A - Fer

Indispensable, puisqu'il intervient dans les transports d'électrons et la respiration, le fer est l'oligo-élément le plus abondant dans les bourgeons. La figure 8 montre que sa teneur varie constamment au cours de leur cycle végétatif.

La teneur en fer, relativement très élevée lorsque les bourgeons sont très jeunes, diminue très vite jusque fin juillet. Elle passe de plus de 500 µg/g m.s. à 100 µg/g environ. Elle subit ensuite une augmentation jusqu'à la mi-octobre puis atteint un minimum à la fin de ce même mois. Elle reste alors stable pendant une quinzaine de jours, puis augmente de nouveau jusque fin décembre pour atteindre une assez forte valeur en mars, après avoir toutefois subi une diminution pas très importante de décembre à février.

B - Manganèse et aluminium

Il est bien connu maintenant que la manganèse intervient dans l'activation de certaines enzymes et jouerait ainsi un rôle dans des réactions assez variées. Quant à l'aluminium son rôle est peu connu. On sait toutefois que cet élément intervient dans la constitution de la molécule de phytochrome.

On constate que la teneur en manganèse des bou geons (fig. 8) a tendance à diminuer de juin à mars. En gr elle passe de 200 µg/g m.s. à 20 µg/g. La teneur en aluminium (fig. 8) diminue jusqu'à la mi-octobre et tend à augmenter ensuite.

Si nous avons groupé ici ces deux éléments c'e parce que, pendant une grande partie du cycle végétatif des bourgeons latents, ils présentent les mêmes fluctuations. En effet, de la fin juillet jusqu'à la mi-décembre, pendant près de 5 mois par conséquent, on observe les mêmes maximum et les mêmes minimums, plus ou moins accentués, aux mêmes d tes. En dehors de cette période, les variations se font en sens inverse : au début du cycle végétatif, la teneur en aluminium diminue tandis que celle du magnésium augmente et c'est le contraire à partir de la fin décembre.

C - Zinc

Le zinc semble nécessaire au fonctionnement de certaines enzymes. Sa teneur dans les bourgeons diminue de juin à fin septembre et se situe durant cette période aux alentours d'une centaine de µg/g m.s. (fig. 8). Elle augmente ensuite régulièrement à partir de fin octobre, où se manifeste un petit minimum, pour atteindre en janvier près de 200 µg/g.

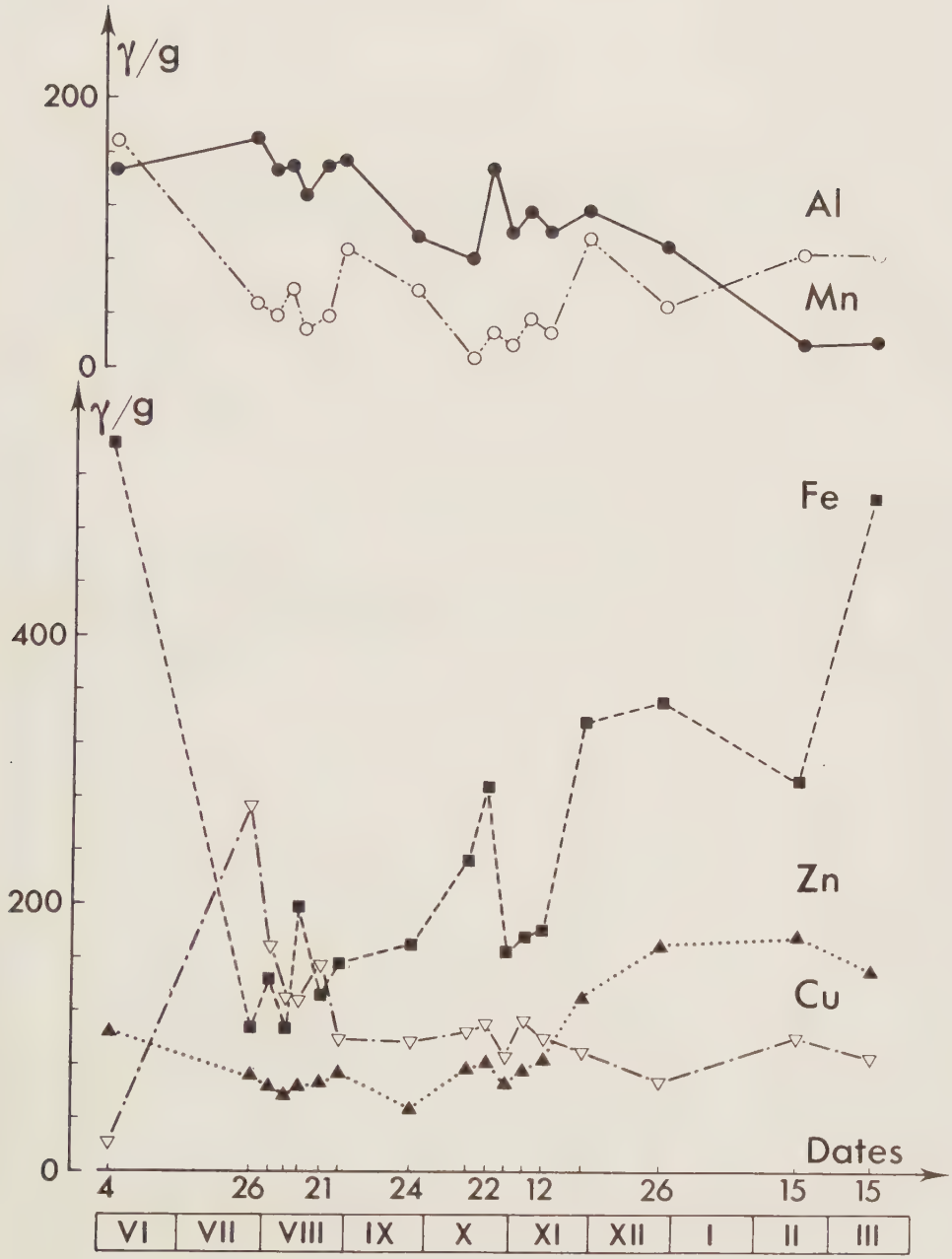


Fig. 8 : Variations de la teneur en oligo-éléments (en γ/g m.s.) des bourgeons latents.

TABLEAU VI

Teneur en éléments minéraux (oligo-éléments) des bourgeons latents (en µg/g m.s.)

Dates	Fe	Cu	Mn	Zn	Al
4-VI-1973	544	22	147	104	170
26-VII	108	272	172	71	50
2-VIII	145	168	148	63	40
8	106	130	152	57	60
13	198	129	130	64	30
21	132	155	152	65	40
28	155	99	157	73	90
24-IX	170	98	101	47	60
15-X	235	105	85	76	10
22	288	111	152	82	30
29	164	86	104	65	20
5-XI	178	113	120	76	40
12	182	100	105	84	30
27	338	89	121	131	100
26-XII	355	67	94	169	50
15-II-1974	295	101	22	177	90
15-III	508	86	25	151	90

D - Cuivre

Les résultats obtenus (fig. 8) montrent que la teneur en cuivre, initialement très faible, s'accroît rapidement pour atteindre un maximum fin juillet. Elle diminue ensuite et, dès la fin août, atteint un palier caractérisé par une teneur d'une centaine de µg/g m.s. Il y a lieu de signaler une légère diminution fin octobre, qui correspond exactement à celle que nous venons de signaler pour le zinc, avec à peu près la même amplitude. A cette même date, rappelons que la diminution observée pour le fer était, au contraire, très marquée.

En résumé, cette étude sur les éléments minéraux des bourgeons latents montre que leur teneur varie constamment au cours du cycle végétatif. Aussi, contrairement à ce que l'on pouvait penser, des variations se produisent même pendant la période de repos de la Vigne et ce résultat est valable pour tous les éléments que nous avons étudiés.

oOo

CHAPITRE IV

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Au cours des chapitres précédents, nous avons décrit un certain nombre de faits se rapportant aux variations de plusieurs constituants chimiques des yeux latents : les acides gras, les composés phénoliques et les éléments minéraux. Nous avons vu que toutes ces substances variaient constamment au cours de l'année et que certaines dates revenaient fréquemment dans les descriptions que nous avons faites. Sur les courbes représentatives des variations, ces dates correspondent à l'existence de points particuliers que l'on retrouve donc pour les divers constituants étudiés et notamment pour les acides gras dont l'évolution au cours du cycle végétatif des bourgeons paraît particulièrement intéressante.

Il s'agit maintenant, dans ce chapitre, d'essayer d'interpréter les résultats ainsi obtenus. Certaines des variations observées sont-elles dues à l'influence des conditions climatiques ou bien relèvent-elles toutes essentiellement d'un rythme propre, caractéristique de l'évolution des bourgeons ? C'est ce que nous allons essayer de préciser.

1 - Relations entre les variations observées et les facteurs externes

Les facteurs externes et notamment la température ont permis d'expliquer quelques variations de la teneur en acides gras des sarments (ATALAY, 1975) ou en composés phénoliques (DARNE, 1975). Mais les auteurs ont constaté que ces facteurs externes étaient loin de donner une interprétation satisfaisante de tous les faits observés.

Lorsque l'on compare les graphiques qui représentent les variations de température et la hauteur des précipitations atmosphériques (fig. 9) aux courbes qui traduisent les résultats que nous avons obtenus, on aboutit exactement aux mêmes conclusions. Il faut donc rechercher ailleurs l'interprétation des variations qui ont été observées et qui, par conséquent, apparaissent caractéristiques et propres à l'évolution des bourgeons.

2 - Relations entre les variations observées et les phases du cycle végétatif des bourgeons latents

L'étude des variations des composés phénoliques des sarments et surtout celle des acides gras ont permis de mettre en évidence plusieurs phases dans le cycle végétatif des sarments. En est-il de même pour les bourgeons ? Nous allons examiner successivement le cas des acides gras, des composés phénoliques et des éléments minéraux.

a) Cas des acides gras

L'étude des acides gras nous a amené à distinguer un certain nombre de phases caractérisées par des variations particulières. Si l'on compare ces phases à celles qui ont été déterminées pour le Merlot dans la région bordelaise et qui caractérisent l'aptitude au débourrement des bourgeons au cours de leur cycle végétatif (POUGET, 1963) on constate immédiatement qu'un rapprochement s'im-

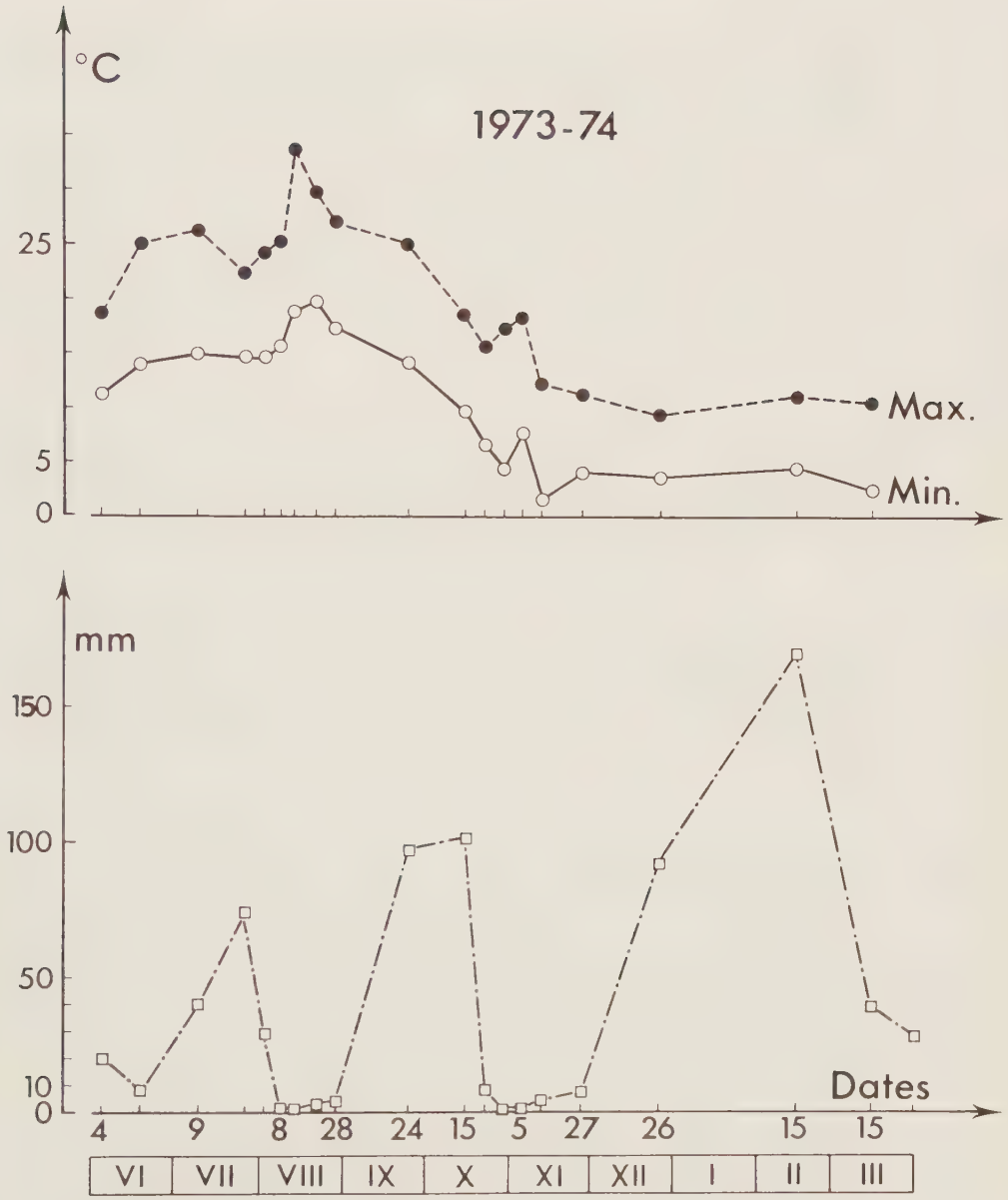


Fig. 9 : Variations des températures (en degré C) et des précipitations (en mm.) au cours du cycle végétatif.

pose. A peu de choses près, on retrouve les mêmes dates. Une analyse plus précise montre que l'on peut établir les concordances suivantes :

1 - La période qui s'étend de la mi-juin (18 juin) à la fin juillet (26 juillet) peut être assimilée à la phase de pré-dormance. Elle est caractérisée nettement par une augmentation de la teneur en acides gras (fig. 1 et 2) et par des fluctuations assez importantes de leurs proportion relatives.

Cette période est précédée par une autre période qui débute à la formation des bourgeons et au cours de laquelle les bourgeons s'accroissent, s'organisent et deviennent aptes à débourrer (ici à la mi-juin) lorsqu'ils sont placés dans des conditions favorables.

Remarque : Les dates que nous indiquons ici, comme celles que nous donnerons par la suite, correspondent à celles de nos prélèvements ; il est bien évident qu'elles ne sauraient, en aucun cas, être considérées comme des limites rigoureusement exactes des périodes décrites.

2 - La période suivante, qui débute le 26-VII et se termin probablement le 5-XI, est, dans sa quasi-totalité, très nettement caractérisée par l'augmentation régulière des proportions relatives de l'acide linoléique. Elle est caractérisée aussi par la diminution de la teneur de tous les acides gras. Elle correspond à *la phase de dormance* des bourgeons et englobe aussi la *phase d'entrée en dormance*. Il est vraisemblable que cette dernière, qu'il est difficile de délimiter avec plus de précision, pourrait se situer entre le 26-VII et le 13-VIII. La phase de dormance serait ainsi caractérisée par une augmentation constante et régulière des proportions de l'acide linoléique. Il faut d'ailleurs remarquer que la tendance générale des proportions de l'acide linoléique est d'augmenter du début juillet au 12-XI et la diminution qu'on observe fin juillet-début août suggère bien une modification du rythme d'activité du bourgeon. Les variations du rapport a.g.i./a.g.s. (fig. 3) mettent particulièrement en relief l'importance de cette date.

3 - La rupture de pente qui se produit le 5-XI, aussi bien pour les teneurs en acides gras que pour les proportions relatives de l'acide linoléique qui s'accroissent brusquement du 5-XI au 12-XI, alors que jusque là l'augmentation était régulière, conduit à penser que cette période pourrait correspondre à la *phase de levée de dormance*.

4 - La période qui commence le 12-XI et se termine le 26-XII, caractérisée par la diminution brutale des proportions relatives de l'acide linoléique se superpose bien à la *phase de post-dormance*. L'évolution de tous les acides gras, à l'exception de l'acide linolénique, ainsi que les valeurs du rapport a.g.i./ a.g.s. indiquent qu'il y a là une limite ; cependant, le cas de l'acide linolénique dont la teneur en proportions relatives augmente constamment jusqu'au débourrement, suggère que cette limite n'est peut-être pas aussi tranchée et aussi importante que les précédentes.

5 - La dernière période, qui débute le 26-XII et se poursuit jusqu'à la fin de nos prélèvements (mi-mars), se superpose à la *phase de pré-débourrement*. L'acide linolénique continue d'augmenter. On sait que cet acide est fortement représenté dans les limbes et que cette accumulation qui est certainement liée à l'activité photosynthétique se produit notamment dans les galactolipides des chloroplastes.

b) Cas des composés phénoliques totaux et des leucoanthocyanes

Les variations de ces composés, nous l'avons vu, sont moins tranchées que celles des acides gras. Cependant, leur étude est extrêmement intéressante car elle permet de confirmer les hypothèses que nous venons d'avancer en ce qui concerne précisément les phases les plus difficiles à définir. Il est remarquable, en effet, de constater ici que les ruptures de pente les plus caractéristiques se produisent le 2 août et pendant le laps de temps compris entre le 29-X et le 5-XI. Ces dates correspondent justement à deux périodes importantes : l'entrée en dormance et la levée de dormance. Il y a lieu de signaler enfin que la distinction entre les phases de post-dormance et de pré-débourrement n'apparaît pas sur ces courbes.

c) Cas des éléments minéraux

Tous les éléments minéraux étudiés subissent constamment des variations. Ce fait est valable aussi bien pour les oligo-éléments que pour les éléments majeurs et paraît *a priori* assez curieux. Ce qui est plus remarquable encore, c'est que les changements de pente qui traduisent ces variations se produisent souvent aux dates déjà citées. Nous allons donner quelques exemples de ces faits en ce qui concerne les teneurs et les rapports entre éléments.

Teneurs

Cas du phosphore : des changements de pente importants se produisent au moment de l'entrée en dormance et au moment de la levée de dormance. La phase de dormance est caractérisée par la teneur minimale en cet élément.

Cas du magnésium : les phases d'entrée en dormance, de levée de dormance et le début de la phase de prédébourrement sont bien marquées.

Cas du potassium : il semble que la phase d'entrée en dormance soit marquée aussi par un point particulier A cette époque et en quelques jours par conséquent se produi un brusque changement dans l'allure de la courbe.

Cas de l'aluminium et du manganèse : des phénomènes analogues s'observent lors de l'entrée en dormance.

Rapports

Si l'on examine maintenant les rapports entre 3 éléments importants, le potassium, le calcium et le magnésium (fig. 10), on constate les faits suivants :

Cas du rapport K/Mg

Il diminue constamment au cours du cycle végétatif. Les valeurs passent approximativement de 9 à 1. Le potassium, beaucoup plus abondant au début du cycle végétatif que le magnésium, n'est plus représenté, peu avant le

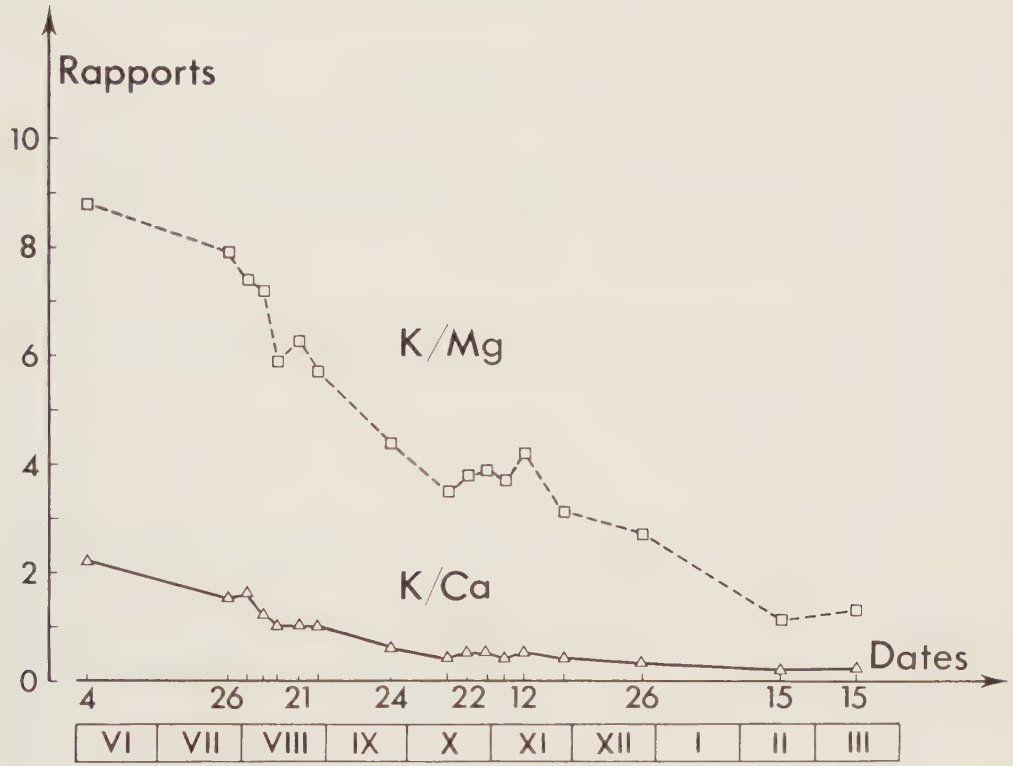


Fig. 10 : Variations des rapports entre K, Ca et Mg.

débourrement, que par une valeur voisine de celle du magnésium.

On remarque, sur la figure 10, que la phase de dormance est bien individualisée grâce aux changements de pente qui se produisent lors de l'entrée en dormance et de la levée de dormance.

Cas du rapport K/Ca

Il diminue également au cours du cycle végétatif et on peut considérer que l'entrée en dormance est marquée sur la figure 10 qui représente les variations de ce rapport au cours de l'année.

Il existe donc, en ce qui concerne ces rapports des variations très nettes au cours du cycle végétatif des bourgeons latents.

Antagonismes

Nous prendrons, là encore, seulement le cas des éléments principaux : potassium, calcium et magnésium.

L'antagonisme K-Ca est assez bien marqué : le potassium diminue au cours du cycle végétatif des bourgeons latents et le calcium augmente.

Pour le magnésium, le phénomène est moins net le potassium et le magnésium évoluent pratiquement dans le même sens jusqu'au mois de novembre, en sens inverse après il n'y a donc pas d'antagonisme pendant tout le cycle végétatif mais seulement pendant une partie.

Ainsi, les faits que nous venons de signaler concernant les éléments minéraux, montrent de façon indiscutable qu'il se produit des variations tout au long du cycle végétatif. En outre ces variations ne paraissent pas toutes désordonnées. Cependant, il ne faut pas oublier que dans les cas des oligo-éléments les variations peuvent ne porter que sur quelques dizaines de µg/g m.s., ce qui est très faible bien sûr, mais peut néanmoins être important du point de vue physiologique. Pour ce qui concerne les éléments majeurs

les variations sont évidemment plus grandes en valeurs absolues, de l'ordre de quelques mg/g le plus souvent, mais de près de 20 mg/g pour le potassium, élément très mobile. Quoi qu'il en soit, il y avait lieu de signaler toutes ces particularités, qui, pour l'instant, paraissent difficiles à interpréter.

En conclusion, il ressort nettement des résultats obtenus dans cette première partie de notre étude qu'il est possible d'établir une bonne concordance entre les différentes phases du cycle végétatif des bourgeons, telles qu'elles sont connues, et les variations de certains constituants chimiques, notamment les acides gras.

oOo

DEUXIÈME PARTIE

RECHERCHES HISTOLOGIQUES ET CYTOLOGIQUES

SUR LE BOURGEON PRINCIPAL DE L'OEIL LATENT

Afin de bien situer notre étude dans un cadre plus général, nous allons rappeler brièvement ci-dessous quelques-uns des faits essentiels concernant la structure et le fonctionnement de l'apex des Dicotylédones, ainsi que les phénomènes de différenciation cellulaire.

A - LA STRUCTURE ET LE FONCTIONNEMENT DE L'APEX DES DICOTYLEDONES

Après avoir procédé à l'étude histologique minutieuse des régions apicales de plusieurs Dicotylédones, BUVAT, en 1952, a montré que l'anneau initial correspondait à une zone latérale et subterminale où les cloisonnements étaient plus fréquents que dans les autres régions de l'apex.

L'étude de l'apex durant son fonctionnement végétatif, puis lors de sa transformation en fleur, a conduit le même auteur à distinguer plusieurs zones suivant leur rôle organogène.

- La zone superficielle axiale, ainsi que le massif qu'elle coiffe, sont inactifs tant que l'apex produit des pièces foliaires, puis donnent respectivement naissance aux pièces florales et au réceptacle floral lorsque l'apex se transforme en fleur : durant la phase de fonctionnement végétatif, ces deux zones sont donc des proméristèmes qui représentent un méristème floral d'attente. Les (ou la) couches périphériques constituent le proméristème sporogène. Le massif qu'elles coiffent est le proméristème réceptaculaire. Le schéma ci-après résume cette conception.

- Le proméristème réceptaculaire surmonte le méristème médullaire qui donne naissance au parenchyme médullaire de l'axe. Il ne participe pas à l'édification des feuilles.

- L'anneau initial est dans le prolongement du proméristème sporogène. Il est responsable de l'initiation des tissus de la tige (à l'exception du parenchyme médullaire) et de tous les tissus de la feuille.

L'initiation est l'ensemble des processus de dédifférenciation qui aboutissent à la formation d'une ébauche indifférenciée susceptible d'évoluer en un organe.

L'initiation des ébauches foliaires se fait progressivement. Le premier indice de la formation d'une feuille est l'accroissement en hauteur de quelques cellules sous-épidermiques faisant partie de l'anneau initial. Ces cellules se cloisonnent perpendiculairement à leur grand axe. Les éléments issus de ce cloisonnement se divisent en direction anticline (c'est-à-dire perpendiculairement à la surface de l'apex) ou péricline (parallèlement à la surface de l'apex) et donnent naissance à un massif cellulaire de taille réduite, le *soubassement foliaire*.

L'activité proliférative s'étend rapidement et affecte d'autres cellules sous-épidermiques. Ces cellules ainsi que celles issues de leur cloisonnement continuent à proliférer plus activement que les autres cellules de l'apex. Le soubassement foliaire s'accroît latéralement par des cloisonnements anticlines et en épaisseur par des cloisonnements périclines. Il devient bientôt assez volumineux pour déformer le flanc de l'apex en une émergence fortement méristématique, l'*initium foliaire*.

L'assise épidermique suit l'accroissement de surface en se cloisonnant uniquement en direction anticline elle ne fournit donc que l'assise superficielle de l'ébauche. La majeure partie de l'initium est issue de la prolifération du soubassement foliaire, lui-même né du cloisonnement de l'assise sous-épidermique. L'initiation des ébauches foliaires est donc sous-épidermique. C'est une dédifférenciation qui se traduit par une prolifération plus active dans l'initium que dans les autres régions de l'anneau ini-

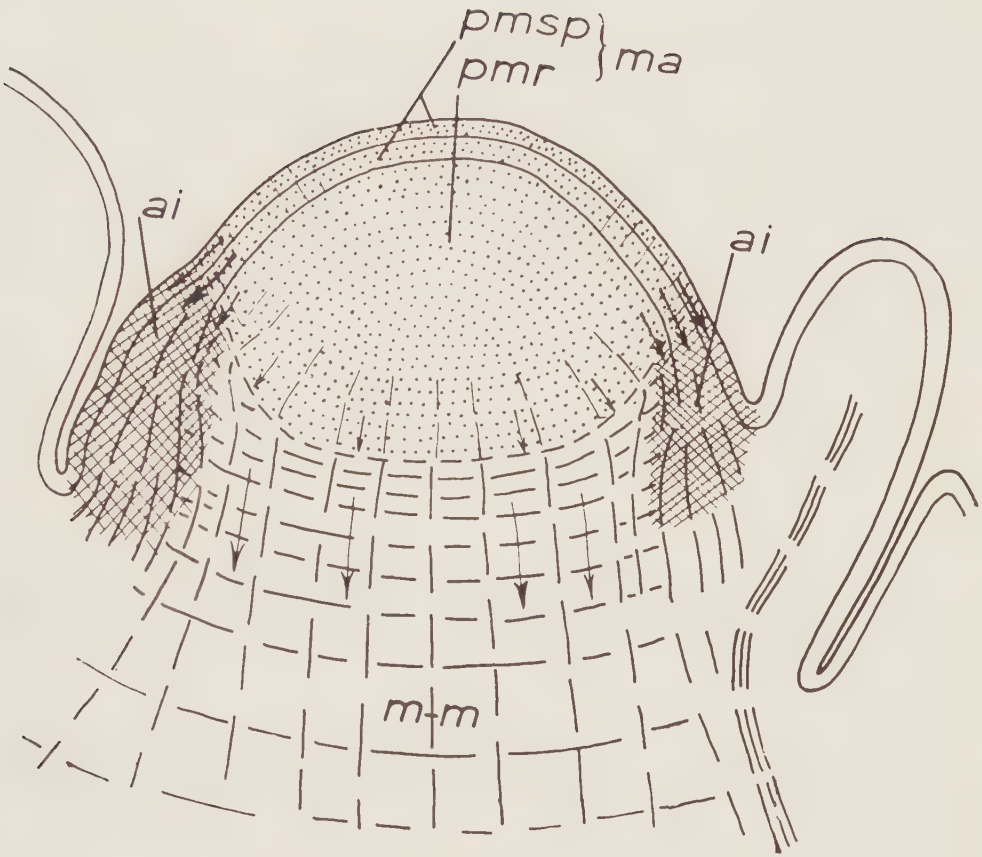


Schéma d'interprétation de l'apex de *Lupinus*
d'après BUVAT (1952)

pmsp = proméristème sporogène
pmr = proméristème réceptaculaire
ma = méristème d'attente
ai = anneau initial
mm = méristème médullaire

tial.

Lorsque l'initium est parvenu à une certaine taille, l'activité dédifférenciatrice se localise à son aisselle, alors qu'une différenciation se manifeste à sa base, en particulier par l'apparition de cellules procambiales. L'initium est alors devenu *primordium* et l'anneau initial, entamé par sa surrection, se restaure à son aisselle. Le primordium est l'ébauche individualisée de l'anneau initial.

B - LA DIFFERENCIATION CELLULAIRE

Au niveau de l'apex, elle s'effectue dans le sens acrofuge et, quelle que soit la période considérée, les cellules du sommet sont moins différenciées que celles de la base.

Les cellules les plus indifférenciées sont celles qui constituent les primordiums foliaires et l'anneau initial (BUVAT, 1952). Ces cellules se caractérisent par :

- leur forme polyédrique

- un noyau relativement volumineux par rapport au volume de la cellule, ce qui se traduit encore par un rapport nucléo-cytoplasmique élevé

- un cytoplasme dense creusé d'enclaves vacuolaires sphériques et de petite taille

- la présence de plastes de petite taille apparemment dépourvus de réserves amylacées.

La différenciation cellulaire se traduit par :

- une diminution du rapport nucléo-cytoplasmique

- une augmentation du volume des vacuoles

- un accroissement de la taille des plastes et l'apparition de réserves glucidiques.

oOo

MATÉRIEL

Pour l'étude histologique comme pour l'étude cytologique du bourgeon principal de l'oeil latent, nous avons prélevé des sarments d'Ugni blanc. Chaque prélèvement était constitué d'une vingtaine de sarments de vigueur comparable, pris sur des pieds différents et coupés à l'empattement.

Les prélèvements des bourgeons latents ont été effectués périodiquement pendant toute la durée d'un cycle végétatif. Le premier a été fait le 14 mai 1973, soit 39 jours après le débourrement (5-IV-1973), le dernier le 15 mars 1974, soit 10 jours avant le débourrement suivant (25-III-1974). Au total, 35 prélèvements ont été effectués et nous donnons ci-dessous les dates correspondantes :

Mai	: 14, 21, 28
Juin	: 4, 12, 18, 25
Juillet	: 2, 9, 13, 19, 26
Août	: 2, 8, 13, 21, 28
Septembre	: 10, 24
Octobre	: 1, 15, 22, 29
Novembre	: 5, 12, 19, 27
Décembre	: 10, 26

Janvier : 7, 28

Février : 15

Mars : 1, 15, 21

Tous ces prélèvements ont été faits à la même heure, le matin vers 9 heures.

Afin d'avoir des bourgeons aussi comparables que possible, nous avons prélevé un seul oeil latent par sarment. L'oeil choisi était le 5ème à partir de l'empattement. Il s'agissait toujours d'un oeil situé sur un noeud dépourvu de vrille, c'est-à-dire un noeud No suivant la terminologie de BOUARD (1966).

oOo

MÉTHODES

Nous avons eu beaucoup de difficultés pour réaliser une fixation convenable des bourgeons. En effet, de par sa nature, le bourgeon de Vigne est un matériel peu commode. Si la pénétration des fixateurs se fait aisément dans les bourgeons prélevés peu après leur formation et jusqu'à la fin du mois de juin, il n'en est pas de même pour le reste du cycle végétatif. Au début, en effet, les bourgeons latents sont entourés d'écailles molles et de bourre peu abondante qui ne gênent pas trop la fixation et l'inclusion ; par la suite la bourre devient plus abondante et les écailles durcissent et s'épaississent. Ce changement survenu dans la constitution du bourgeon s'oppose à la pénétration des fixateurs et des milieux d'inclusion (paraffines et résines époxy). C'est pourquoi, avant la fixation, nous avons éliminé au maximum les écailles, la bourre et les feuilles préformées qui entourent l'apex du bourgeon principal.

Sous le microscope stéréoscopique, nous avons effectué des sections longitudinales de part et d'autre de l'axe du bourgeon principal et nous avons supprimé les parties périphériques inutiles, ainsi que le bois situé à la partie basale du bourgeon. Les tranches destinées à être fixées doivent être très minces pour permettre une meilleure pénétration des réactifs et pour faciliter l'inclusion. Les objets sont immédiatement placés dans le fixateur et dégazés sous vide.

I - TECHNIQUES EMPLOYEES POUR L'ETUDE HISTOLOGIQUE

1 - Fixation

Deux types de fixation ont été employés :

a) Fixation au glutaraldéhyde simple

Le fixateur préparé au moment de l'emploi est une solution de glutaraldéhyde à 3 % dans un tampon phosphate.

- Glutaraldéhyde Merck à 25 % : 3 ml
- Tampon phosphate : 22 ml

Le tampon phosphate (0,1 M, ph 7,24) est ainsi constitué :

- Phosphate disodique : 78 ml
- Phosphate monopotassique : 22 ml

La fixation demande 12 heures à 22° C. Les objets sont ensuite rincés à l'eau distillée pendant 24 heures.

b) Double fixation au glutaraldéhyde-osmium

Le fixateur précédent est utilisé ici comme solution de préfixation. Les objets sont rincés à l'eau distillée pendant 30 minutes et sont en outre imprégnés pendant 12 heures dans une solution de tétroxyde d'osmium à 1 % (préparée dans l'eau distillée ou le tampon). Ils sont ensuite rincés dans plusieurs bains successifs d'eau distillée pendant 24 heures à 22° C.

2 - Déshydratation

La déshydratation demande le plus grand soin car les bourgeons durcissent dans l'alcool et deviennent cassants. Le matériel est déshydraté par des bains successifs de solutions éthanoliques de degré croissant (de 20 en 20° jusqu'à 100°). La durée de chaque bain est de 3 heures ; les objets subissent trois bains successifs dans l'alcool absolu en 24 heures, le dernier étant effectué dans l'alcool absolu bidistillé. Pour pallier au durcissement des bourgeons, nous avons utilisé l'essence de cèdre. Dans un tube on introduit de l'essence, sur 1,5 cm de hauteur, puis une mince couche d'alcool absolu distillé. Les objets sont placés doucement dans l'alcool. Ils demeurent environ 30 minutes au voisinage de la surface de séparation des deux liquides et tombent ensuite au fond du tube. Quand ils sont suffisamment imprégnés d'essence, les bourgeons sont transférés pendant au moins 12 heures dans un petit pilulier avec de l'essence de cèdre propre.

3 - Imprégnation par la paraffine

La paraffine est maintenue liquide dans une étuve portée à 56-58° C. Un mélange de 50 % de paraffine filtrée chaude et de 50 % d'essence de cèdre est réalisé dans une capsule en porcelaine et les objets y sont maintenus pendant trois heures. Après 3 bains d'une heure dans la paraffine propre, les objets sont transférés dans des capsules de plomb emplies de paraffine pure et y sont orientés. Au bout de 30 minutes environ, les objets sont au contact du fond de la capsule, dans la position désirée et la capsule est alors rapidement refroidie par flottage sur de l'eau froide.

4 - Coupe des blocs

La coupe des blocs est effectuée suivant la technique des coupes en série à l'aide d'un microtome STIASSNIE de type MINUT. Les coupes obtenues sont étalées sur une platine chauffante, collée sur lames à l'aide d'une solution aqueuse à 1 % de gélatine, puis mises à sécher, pendant 48 heures, dans une étuve à 45° C.

5 - Déparaffinage

Le déparaffinage est effectué dans une "batterie de tubes de Borrel. Chaque tube contient un prisme permettant de traiter trois lames à la fois.

La batterie de déparaffinage est constituée de 7 tubes contenant du benzène, de l'alcool absolu ou de l'alcool à 80°.

1 - Benzène I

2 - Benzène II

3 - Alcool absolu I

4 - Alcool absolu II

5 - Alcool absolu III

6 - Alcool 80°

7 - Alcool 40°

Les lames séjournent 5 minutes successivement dans chacun de ces tubes, à l'exception du benzène I où le trempage est prolongé 10 minutes. Les lames sont ensuite placées dans une cuve plate à rainures verticales contenant de l'eau distillée : 3 bains successifs d'eau distillée en 5 minutes.

6 - Mordançage

L'eau distillée de la cuve précédente est remplacée par une solution aqueuse à 5 % d'alun de fer ammoniacal. Les lames séjournent dans cette solution pendant 12 heures.

7 - Coloration

Les lames sont rincées sous un filet d'eau courante durant 15 minutes, puis dans trois bains d'eau distillée (5 minutes par bain). Elles sont ensuite colorées pendant 12 heures par une solution d'hématoxyline préparée suivant la formule de REGAUD :

- Hématoxyline Geigy	1 g
- Alcool éthylique à 95°	10 ml
- Glycérine pure	10 ml
- Eau distillée	80 ml
- Phénol	0,01 g environ

Les lames colorées sont rapidement passées à l'eau courante, ce qui provoque un virage incomplet du colorant, suffisant pour effectuer la différenciation.

8 - Différenciation

La différenciation est faite lame par lame. Les lames sont plongées pendant 30 secondes environ dans une solution aqueuse d'alun de fer à 3 % environ. Les progrès de la différenciation sont contrôlés sous le microscope jusqu'à obtention de l'effet désiré.

9 - Virage

Le rinçage des lames pendant 15 minutes au moins sous l'eau courante provoque la formation d'une laque d'hématoxyline de couleur bleu noir.

10 - Montage au baume du Canada

Les lames sont soigneusement déshydratées par des séjours successifs de 5 minutes environ dans chacun des tubes suivants :

1 - Alcool à 40°

2 - Alcool à 80°

3 - Alcool à 95°

4 - Alcool absolu I

5 - Alcool absolu II

6 - Alcool absolu III

7 - Xylène I

8 - Xylène II

Les lamelles sont posées sur le baume chauffé afin de faciliter l'élimination des bulles par de petites pressions. Le séchage définitif est réalisé à plat sur les plateaux supérieurs des étuves à paraffine et demande au moins 3 jours.

II - TECHNIQUES UTILISEES POUR L'ETUDE CYTOLOGIQUE (Microscopie électronique)

1 - Fixation

Les bourgeons latents sont préfixés pendant 3 heures à 4° C, puis pendant une heure à 22° C, dans une solution de glutaraldéhyde (Merck) à 3 % dans un tampon phosphate monopotassique-phosphate disodique 0,1 M, pH 7,24 ; la préfixation est suivie d'un lavage d'une heure dans le tampon, puis d'une fixation de deux heures à 22° C dans une solution de tétroxyde d'osmium à 1 % toujours dans le même tampon. On fait ensuite un lavage à l'eau distillée d'une heure à 22° C, suivi d'un autre lavage à 4° C pendant 11 heures.

2 - Déshydratation

La déshydratation est effectuée progressivement dans des solutions d'éthanol de plus en plus concentrée (de 20 en 20°), puis dans de l'oxyde de propylène. Ces solutions (alcools à 20°, 40°, 60°, 80°, 90°, 100° et oxyde de propylène) sont mises au réfrigérateur quelques heures avant la déshydratation de façon que leur température soit de 4° C. A cette température, en effet, il y a moins de substances extraites qu'à 25° C (surtout dans l'éthanol pur et l'oxyde de propylène) et un séjour de 15 minutes dans chaque bain (jusqu'à 90°) est suffisant. Dans l'éthanol absolu, le séjour est de deux heures et l'alcool est changé trois fois. La déshydratation des objets est parachevée par un séjour de trente minutes, toujours à 4°C, dans une solution contenant 50 % d'éthanol absolu et 50 % d'oxyde de propylène pur, suivi d'un passage dans trois bains successifs d'oxyde de propylène pur (15 minutes pour chacun des deux premiers bains et 10 minutes pour le troisième). Les deux premiers bains sont encore maintenus à 4° C, tandis que pendant le séjour dans le troisième bain, les flacons contenant les bourgeons fixés sont placés à température ambiante et se réchauffent progressivement. La durée minimale de la déshydra-

tation est d'environ 4 h 30 mn.

3 - Inclusion

Préparation de la résine définitive

La résine définitive est préparée au moment de l'emploi à partir de deux solutions A et B à base d'Epon 812 Shell et de D.D.S.A. (solution A) ou de M.N.A. (solution B).

- Préparation de la solution A :

  Epon 812 : 62 ml

  D.D.S.A. : 100 ml

  (= anhydride dodécényl - succinique)

Ces produits doivent être mélangés pendant au moins 15 minutes.

- Préparation de la solution B :

  Epon 812 : 100 ml

  M.N.A. : 89 ml

  (= anhydride méthyl-nadique)

Le mélange doit être fait également pendant au moins 15 minutes.

La résine définitive utilisée est constituée ainsi :

Mélange A : 50 % - mélange B : 50 %
- D.M.P. 30 : 1,5 %

(= 2, 4, 6 - tris ((diméthylamino) - méthyle) - Phénol).

On mélange pendant 15 minutes au moins. Les résultats obtenus avec cette résine sont satisfaisants.

Imprégnation et inclusion proprement dite

Une quantité de résine définitive, suffisante pour faire une couche de quelques mm de hauteur, est versée dans un pilulier ; la résine est recouverte d'une couche d'oxyde de propylène contenant les objets qui s'imprégnent progressivement de résine et tombent au fond du pilulier. Le pilulier est maintenu bouché pendant une heure et 30 minutes environ à la température ambiante, puis il est débouché de façon à favoriser l'évaporation de l'oxyde de propylène.

Les objets imprégnés du mélange résine-oxyde de propylène sont transférés dans une résine définitive pure placée dans des verres de montre. On les fait passer dans trois bains successifs : ils restent 15 minutes dans le premier, 30 minutes dans le second et une nuit dans le troisième. Les verres de montre contenant les objets sont maintenus à la température ambiante.

Ils sont inclus avec la résine définitive dans des capsules préalablement déshydratées par un séjour de 12 heures dans une étuve à 55° C.

La polymérisation de la résine est assurée par un séjour minimum de 3 jours à l'étuve à 55° C.

4 - Confection et traitement des coupes

Les coupes sont faites avec des couteaux de verre montés sur un ultramicrotome Reichert (type OmU2). Les rubans de coupes sont recueillis sur des grilles en cuivre (tamis de 300 meshs), sans supports intermédiaires ; les coupes sont contrastées par flottage des grilles, sur des gouttes d'une solution convenable. Les résultats les meilleurs ont été obtenus avec un double contraste Uranyle-plomb.

a) Contraste à l'Uranyle

La solution mère est une solution saturée d'acétate d'uranyle dans l'éthanol absolu, conservée au réfrigérateur. Au moment de l'emploi, cette solution est diluée de moitié avec de l'eau permutée froide. Les gouttes sont déposées sur une plaque de paraffine après filtration du réactif sur papier filtre épais (qualité destinée aux filtrations lentes) ; chaque goutte reçoit immédiatement une grille, disposée de telle sorte que les coupes soient au contact du liquide. Le contact est maintenu pendant 3 à 5 minutes. Chaque grille est ensuite rincée (on fait une vingtaine d'immersions rapides dans deux piluliers contenant de l'éthanol à 50° filtré sur papier épais), puis séchée sur papier filtre.

b) Contraste au plomb

Une solution de citrate de plomb est préparée selon les indications de E.S. REYNOLDS (1963). La solution est conservée à 4° C et employée fraîche après filtration sur papier filtre épais. Un contact de 1 à 3 minutes donne un contraste suffisant pour révéler de fins détails, sans trop charger le fond.

5 - Les électromicrographies

Les clichés présentés dans ce travail ont été obtenus avec le microscope électronique R.C.A., type M.E.U. 3G de l'Institut de Microscopie électronique de l'Université de Bordeaux I.

oOo

CHAPITRE PREMIER

ÉTUDE HISTOLOGIQUE DU BOURGEON PRINCIPAL DE L'OEIL LATENT

Au cours du cycle végétatif, le bourgeon principal de l'oeil latent se transforme progressivement et acquiert une structure de plus en plus complexe. Il se produit une différenciation cellulaire et une accumulation de diverses substances notamment des glucides et des composés phénoliques.

I - TRANSFORMATIONS DES BOURGEONS AU COURS DU CYCLE VEGETATIF

L'étude que nous avons faite nous a permis de mettre en évidence l'existence de deux grandes périodes au cours du cycle végétatif des bourgeons latents, une période d'organogenèse et une période non organogène. Grâce aux nombreux prélèvements que nous avons effectués nous avons pu préciser dans le temps les limites de ces périodes.

1 - La période d'organogenèse

Pendant la période d'organogenèse, l'apex du bourgeon principal de l'oeil latent d'Ugni blanc commence par initier des primordiums foliaires puis il initie des primordiums inflorescentiels. Au début de cette période le fonctionnement de l'apex est donc purement végétatif et, le plus souvent, quatre primordiums foliaires sont initiés, mais il faut souligner que ce nombre est variable. Après cette phase uniquement végétative commence la phase inflorescentielle mais l'initiation des primordiums foliaires se poursuit.

L'initiation du premier primordium inflorescentiel se fait généralement à la suite de celle du quatrième primordium foliaire, mais parfois à la suite de celle du troisième. Cela correspond à la deuxième semaine du mois de juin, soit neuf semaines après le débourrement (5-IV-1973), ce qui correspond à l'époque de la floraison (12-VI-1973).

Le deuxième primordium inflorescentiel est initié douze jours plus tard, au-dessus du premier, mais du côté opposé. Il est situé au niveau du cinquième primordium foliaire. Le troisième primordium inflorescentiel est initié dix-huit jours après le second, à l'opposé du septième primordium foliaire.

A la fin du stade d'organogenèse, les primordiums foliaires sont en général au nombre de dix et les primordiums inflorescentiels au nombre de trois. Il convient d'ailleurs de préciser ici que le troisième primordium inflorescentiel est souvent peu évolué et qu'il est parfois difficile de distinguer s'il s'agit bien d'un primordium inflorescentiel ou d'un primordium de vrille.

Les inflorescences et les vrilles, on le sait, sont des organes homologues qui sont initiés rythmiquement de façon identique sur les flancs de l'apex, en position opositifoliée. Le primordium inflorescentiel se distingue d'un primordium foliaire par sa forme plus allongée. Il prend naissance sur l'axe, légèrement au-dessus du primor-

dium foliaire, semble-t-il, mais par la suite l'inflorescence paraîtra localisée au niveau de la feuille, car, en principe, il n'y aura pas d'élongation intercalaire. Le primordium de vrille peut être considéré comme un primordium inflorescentiel incomplètement évolué.

L'arrêt de l'initiation des primordiums dans les bourgeons latents étudiés a toujours eu lieu au cours de la dernière semaine du mois de juillet, soit quinze semaines environ après le débourrement. Cela correspond, physiologiquement, au tout début de l'aoûtement et vraisemblablement au début de la dormance et plus précisément encore à la phase d'entrée en dormance.

2 - La période non organogène

Elle se superpose manifestement aux phases d'entrée en dormance, de dormance, de levée de dormance, de post-dormance et de pré-débourrement telles qu'elles ont été définies par POUGET (1963). L'apex du bourgeon principal de l'oeil latent étudié n'initie aucune ébauche supplémentaire. Il y a donc arrêt total de l'organogenèse à partir de la phase d'entrée en dormance.

Le débourrement, dans le cas de la variété étudiée, semble davantage lié à une certaine hydratation des tissus qu'à une reprise de l'activité mitotique, c'est-à-dire à une multiplication cellulaire.

II - DIFFERENCIATION CELLULAIRE

Les phénomènes de différenciation aboutissent à la formation des divers types cellulaires qui ont été reconnus dans les organes adultes. Au niveau de l'apex, tous ces types ne sont pas reconnaissables, la différenciation n'atteignant son maximum que dans des organes complètement évolués.

Dès le niveau de la troisième ou de la quatrième ébauche, les cellules ont une forme ou une disposition et, plus généralement, des caractéristiques qui rappellent celles des éléments constitutifs des tissus d'organes évolués.

- Les épidermes évoluent d'une façon qui est distincte de celle des parenchymes sous-jacents.

- Les cellules de la région axiale de l'apex ont une disposition en files longitudinales qui annonce celle des éléments constitutifs du parenchyme médullaire du sarment.

- Des faisceaux procambiaux s'amorcent latéralement. Ils se prolongent vers la base et dans chaque ébauche.

Nous n'insisterons pas davantage sur la mise en place des éléments cellulaires constitutifs des tissus puisque tel n'est pas le but de notre travail, essentiellement axé vers la mise en évidence des relations pouvant exister entre l'évolution de certaines fractions du contenu cellulaire au niveau de l'apex pendant les diverses phases du cycle végétatif des bourgeons et les dosages de différents composés dans les extraits d'yeux latents pendant ces mêmes phases. Dans ce but, une attention particulière a été portée à l'évolution des composés phénoliques et à celle de l'amidon.

III - EVOLUTION DE QUELQUES COMPOSES AU NIVEAU DES TISSUS DE L'APEX

Nous étudierons successivement les réserves glucidiques des plastes et les composés phénoliques des vacuoles (Résultats obtenus grâce à la microscopie photonique).

1 - Evolution des réserves glucidiques intraplastidiales

Cette évolution est extrêmement intéressante car elle présente toute une série de particularités qui permettent de distinguer plusieurs étapes dans chacune des deux grandes périodes déjà définies. Nous allons donc décrire les faits observés durant ces deux périodes.

a) Au cours de la période d'organogenèse

Première étape

Dans les zones superficielles, au début de cette période, la taille des plastes est tellement réduite qu'il est impossible de préciser si ces organites contiennent ou non des inclusions amylacées.

Dans les régions les plus profondes de la zone axiale du jeune bourgeon, où les plastes ont pourtant une taille qui les rend bien visibles, il est également difficile de dire s'ils renferment de l'amidon.

Deuxième étape

Au cours de cette deuxième étape de la période organogène, des inclusions amylacées de petite taille, colorables en bleu noir par le Lugol, deviennent visibles dans les régions les plus profondes de la zone axiale.

b) Au cours de la période non organogène

Première étape

La taille des inclusions mises en évidence précédemment s'accroît considérablement. La fin de cette première étape de la période organogène est caractérisée par le fait que les grains d'amidon sont visibles dans tous les plastes de l'apex, à l'exception toutefois de ceux qui sont localisés dans les cellules du sommet.

Deuxième étape

Elle débute lorsque la taille des inclusions amylacées semble diminuer. L'iode communique alors à ces inclusions une teinte plus brunâtre. Ces observations suggèrent la possibilité d'une hydrolyse de l'amidon. On sait qu'une telle hydrolyse est nettement mise en évidence au niveau des sarments par la brutale diminution des quantités dosées de glucides insolubles qui atteignent une valeur minimale au cours de la dernière semaine du mois de décembre (BOUARD, 1966).

Troisième étape

Dès le début du mois de mars les inclusions amylacées sont nombreuses, volumineuses et se colorent en bleu noir avec l'iode. A la mi-mars, des grains d'amidon sont visibles jusque dans les plastes des cellules superficielles de l'apex.

Il semble donc qu'après une période d'hydrolyse qui se prolonge du début du mois de novembre jusqu'à la dernière semaine du mois de décembre, une synthèse considérable d'amidon s'effectue et cela caractérise la troisième étape de la période non organogène. Un tel phénomène s'observe également dans les sarments dont la teneur en glucides insolubles augmente de façon considérable (BOUARD, 1966).

2 - Evolution des composés phénoliques vacuolaires

Les observations ont été limitées aux composés phénoliques élaborés dans les vacuoles.

a) Mise en évidence de deux types de vacuoles

Deux types cellulaires se différencient dans la région sub-apicale du bourgeon et demeurent distincts jusque dans les régions profondes. On peut, en effet, mettre en évidence :

- des cellules à vacuoles non osmiophiles

- des cellules à vacuoles contenant des précipités granuleux.

L'aspect de ces précipités ainsi que leurs propriétés suggèrent qu'ils représentent des tanins.

b) Relation possible entre le degré de polymérisation des polyphénols et l'aspect des précipités vacuolaires

On sait que suivant leur degré de polymérisation, les tanins constituent des solutions ou des pseudo-solutions dans le suc vacuolaire. Ils réduisent le tétroxyde d'osmium et précipitent en granules d'autant plus denses qu'ils sont plus condensés, de sorte qu'après fixation osmique, l'aspect des précipités dans les coupes semble être en relation avec le degré de polymérisation des polyphénols originels.

Dans le cas des bourgeons étudiés, le contenu des vacuoles de certaines des cellules situées dans la zone axiale, 5 à 7 couches au-dessous du sommet de l'apex, apparaît uniformément densifié ou légèrement granuleux. Un peu plus loin du sommet, les vacuoles des cellules présentent des précipités sphériques, d'abord granuleux et peu osmiophiles, puis très intensément osmiophiles. Ces précipités semblent d'abord localisés à la périphérie de la vacuole, puis se dispersent dans celle-ci à mesure que leur diamètre augmente.

A partir de nos observations, il semble donc possible de décrire les stades suivants en fonction de l'aspect des précipités donc du degré de polymérisation des polyphénols et de reconstituer ainsi l'évolution du contenu en polyphénols des vacuoles (figure 11) :

Vacuole à suc vacuolaire homogène légèrement osmiophile

↓

Vacuole à suc vacuolaire finement granuleux

↓

cuole présentant de nombreux petits grains sphériques sur fond clair

↓

cuole pourvue de grains de plus fort diamètre plaquée contre le tonoplaste ou dispersés dans la vacuole

↓

cuole ayant un très petit nombre de formations sphériques (1 à 5) de rt diamètre et intensément osmiophiles. Ces formations occupent la quasi-totalité de la vacuole

c) Localisation des cellules à tanins

Les cellules à tanins se trouvent dans des endroits très variés :

- La zone axiale de l'apex en renferme : les cellules à tanins, dispersées à la partie supérieure de l'apex (où elles se différencient à partir de la 5ème, 6ème ou 7ème couche sous le sommet), apparaissent alignées en courtes fi de 3 à 5 cellules dans les zones plus profondes.

- Les ébauches foliaires possèdent aussi des cellules à tanins. Ces cellules se différencient d'abord au niveau des épidermes, puis dans les parenchymes. Toutes les cellules épidermiques ainsi que les productions épidermiques (poils constituant la bourre) sont tannifères. Dans les parenchymes constitutifs des organes foliaires les cellules à tanins apparaissent dispersées.

- Des cellules à tanins se différencient toujou au voisinage des éléments conducteurs, dans le parenchyme d faisceau libéro-ligneux.

- L'épiderme et la région axiale des inflorescences ou des vrilles sont tannifères eux aussi.

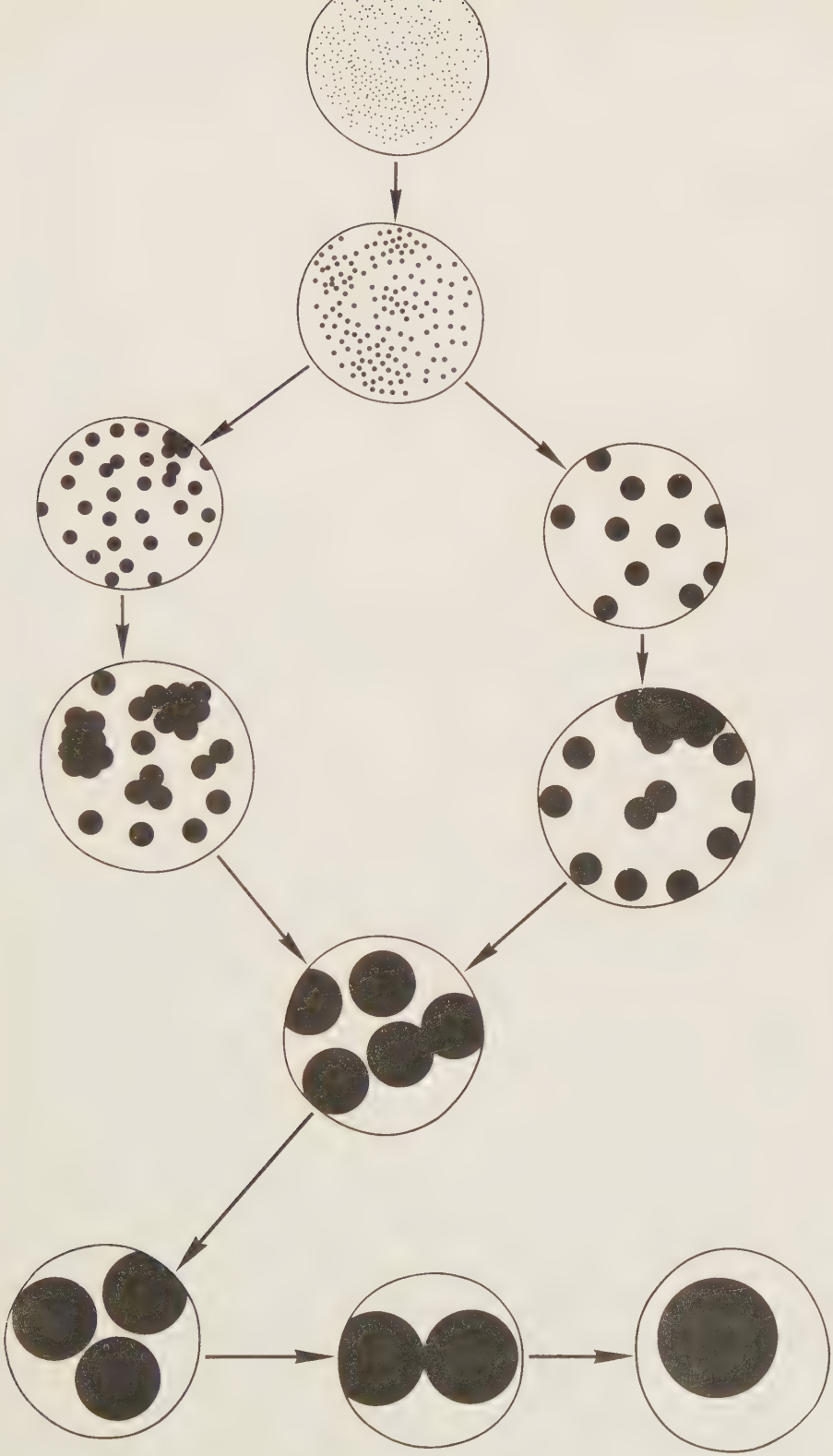


Fig. 11 : Schéma illustrant quelques aspects de l'évolution des composés phénoliques vacuolaires après imprégnation osmique.

CHAPITRE II

ÉTUDE CYTOLOGIQUE (INFRASTRUCTURE) DU BOURGEON PRINCIPAL DE L'OEIL LATENT

Le bourgeon principal de l'oeil latent a été observé dans son ensemble à diverses étapes de son évolution. Nous allons donc passer successivement en revue les différents systèmes cellulaires étudiés et nous mentionnerons, pour chacun, les modifications infrastructurales qui ont été repérées à son niveau au cours de la formation du bourgeon principal et des diverses étapes du cycle végétatif de l'oeil latent. Toutefois, auparavant, nous ferons trois remarques.

1ère remarque

L'étude infrastructurale de certaines différenciations cellulaires (cellules à oxalate) et de certains tissus (cordons procambiaux) a été volontairement négligée.

2ème remarque

L'observation en microscopie électronique a permis de reconnaître un type cellulaire qui n'a pas été mis en évidence par l'étude histologique. Il s'agit de cellules qui se distinguent des éléments cellulaires voisins par *la densité de leur cytoplasme* (fig. 1, pl. 19).

Ces cellules se présentent sous forme de petits îlots de quelques unités, disséminés en particulier dans le parenchyme médullaire de l'axe et parfois dans les tissus internes des ébauches foliaires les plus évoluées. Elles ne sont pas tannifères, leurs vacuoles étant dépourvues de précipités osmiophiles.

L'aspect plus sombre de ces cellules par rapport aux cellules voisines est lié à une plus grande richesse du cytoplasme et du noyau en éléments granuleux. Dans le cytoplasme, certains de ces éléments tout au moins peuvent être rapportés à des ribosomes. Dans le noyau, le réseau granulo fibrillaire apparaît plus serré que dans les autres cellules. Le fond hyaloplasmique ou nucléoplasmique visible entre les granules est aussi clair que dans les cellules voisines.

Les aspects de dégénérescence des plastes ou des mitochondries par vésiculisation ou formation de corps myélinique (= enroulements membranaires, P. COULOMB, 1971) sont fréquents et suggèrent que ces cellules subissent un remaniement structural profond ou qu'elles entrent dans une phase de nécrose, bien qu'elles ne soient que peu différenciées. Les altérations que subissent le plastidome et le chondriome n'ont pas été retrouvées dans les cellules nécrosées de la région moyenne des ébauches foliaires (fig. 2, pl. 10) ou de la base du bourgeon et il est donc impossible de rapprocher ces deux types cellulaires. Par ailleurs si les îlots de cellules à cytoplasme dense ont pu être localisés sur les coupes semi-fines après leur identification sur électromicrographies, il n'a pas été possible de reconnaître de manière sûre de tels îlots sur l'ensemble des coupes histologiques. Leur devenir n'a donc pas été précisé.

3ème remarque

La région moyenne des ébauches foliaires ou des écailles est constituée de cellules qui, dans les conditions de fixation utilisées et jugées satisfaisantes pour les autres tissus de l'apex, présentent *des caractères nettement nécrotiques* (fig. 1, pl. 10) : condensation de la chromatine en plages denses, existence d'importantes auréoles périnucléolaires, désorganisation de tous les systèmes et organites cytoplasmiques (altération du système lamellaire intraplastidial, ruptures fréquentes des parois plastidiales ou mitochoncriales, désorganisation du réticulum endoplasmique). Il faut toutefois noter que cette nécrose ne s'accompagne pas d'importants phénomènes lytiques des oléosomes demeurent reconnaissables dans le cytoplasme, les inclusions amylacées et les plastoglobules persistent dans les plastes.

I - LE PLASTIDOME ET LES INCLUSIONS PLASTIDIALES

Nous étudierons successivement les modifications observées au cours des périodes organogène et non organogène.

a) Période d'organogenèse

Pendant la période d'organogenèse (1ère et 2ème étape) il y a formation d'ébauches foliaires ou inflorescentielles. Comme nous l'avons vu, ces ébauches résultent d'une dédifférenciation des zones subapicales superficielles.

Les cellules les plus indifférenciées de l'apex sont donc celles du primordium foliaire en cours d'érection ainsi que les éléments cellulaires situés à son aisselle. Dans ces cellules, les plastes ont une structure très voisine de celles des organites à double membrane et système lamellaire inexistant ou rudimentaire appelés "proplastes" par de très nombreux cytologistes : ils ont une forme ovoïde ou peu allongée (fig. 1 et 2, pl. 11 par ex.), une taille réduite (1,5 à 2,5 µ environ de diamètre) et un stroma clair ; ils ne semblent pas élaborer d'amidon. Toutefois, les plastes des cellules les plus indifférenciées de l'apex conservent un nombre restreint de plastoglobules de petite taille (fig. 1, pl. 11) et une ébauche de système lamellaire (fig. 1 et 2, pl. 11) constituée d'un petit nombre de saccules de morphologie très variable. La structure initiale du plastidome dans l'apex du bourgeon principal de l'oeil latent de la Vigne ne semble donc pas aussi simplifiée que celle des plastes d'autres Phanérogames. Quant à la différenciation cellulaire qui s'effectue en direction acrofuge, elle se manifeste essentiellement, au niveau des plastes, par une extension du système lamellaire et un accroissement de la synthèse d'amidon.

Dans les ébauches foliaires, les plastes acquièrent rapidement une organisation granaire (fig. 3, pl. 11). Il est à remarquer qu'à une même distance du sommet, les plastes des ébauches foliaires ont généralement un système

lamellaire mieux organisé que ceux des éléments du parenchyme médullaire, ce qui suggère que l'acquisition de l'organisation granaire est plus rapide au niveau des ébauches foliaires. Toutefois, il ne s'édifie jamais un grand nombre de granums, car le plaste élabore rapidement d'importantes quantités d'amidon et tout se passe comme si l'organisation de nouveaux saccules en était d'autant restreinte.

En fin d'organogenèse, *les cellules de la base de l'apex* contiennent des plastes volumineux et déformés par les inclusions amylacées ; d'une morphologie proche des plastes des éléments du parenchyme médullaire, ils en demeurent généralement distincts par la densité de leur stroma qui est plus faible.

Pendant la majeure partie de la période organogène, *les cellules sommitales* (r.s.) du bourgeon principal (fig. 12) contiennent des proplastes apparemment dépourvus d'amidon (pl. 7, 8 et 9). A partir d'une *zone subapicale*, (r.s. ap.), l'évolution plastidiale se manifeste dans la région axiale du cône apical à la fois par une densification du stroma et une tendance au polymorphisme, puis par une intense accumulation d'amidon. Les plastes de la région subapicale (fig. 1, pl. 12) commencent à s'étirer alors que leur stroma se densifie. Ces tendances s'accentuent dans la *région moyenne de l'apex* (r.m.) où les plastes allongés et pourvus d'un stroma fortement osmiophile (fig. 2, pl. 5) ainsi que de petites inclusions amylacées (fig. 1, pl. 5), ont une forme irrégulièrement sinueuse, bien visible dans les coupes les plus favorables (pl. 6). Il est à noter que l'amidon est osmiophile, propriété que SUIRE (1970) interprète comme le signe d'une synthèse active de cette substance. Les synthèses amylacées se poursuivent dans les plastes des *régions plus éloignées du sommet de l'apex* et, à *la base du bourgeon*, (r.b.) les plastes du parenchyme médullaire apparaissent déformés par de nombreux et volumineux grains d'amidon (fig. 5, pl. 11) qui repoussent les thylacoïdes (MENKE, 1961) à la périphérie de l'organite et étirent les granums.

Le pouvoir organogène s'amenuise au cours de la seconde étape. Il en résulte que les plastes des cellu-

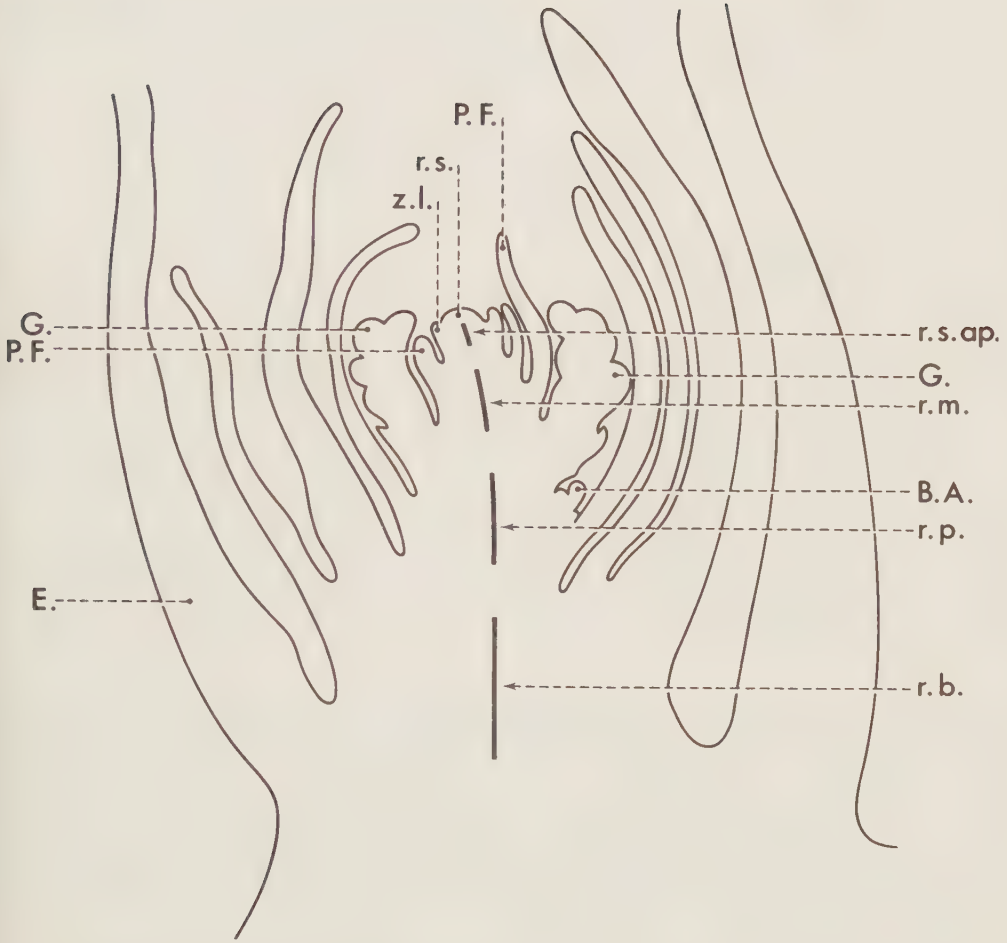


Fig. 12 : Coupe longitudinale axiale schématique du bourgeon principal de l'oeil latent de l'Ugni blanc.

(A = apex du bourgeon principal
E = écaille
P.F. = primordium foliaire
r.m. = région moyenne
r.s. = région sommitale
r.s. ap.= région subapicale
B.A. = bourgeon axillaire
G = grappe
r.b. = région basale
r.p. = région profonde
z.l. = zone latérale)

les du sommet de l'apex acquièrent progressivement la morphologie et la structure qu'ils présenteront durant la période non organogène.

b) Période non organogène

Première étape

L'interruption de l'organogenèse s'accompagne d'une légère différenciation des massifs cellulaires les plus actifs durant la période organogène. Cette légère différenciation se traduit au niveau du plastidom des cellules superficielles de l'apex par une tendance évolutive très proche de celle qui se manifeste dans les cellules axiales en période organogène : complication du système lamellaire interne et formation de granums rudimentaires, densification du stroma et tendance à l'élongation.

Les plastes du parenchyme médullaire accumulent d'importantes quantités d'amidon. Certaines inclusions amylacées atteignent 2 µ de diamètre dans les éléments de la région subapicale ; les inclusions sont encore plus volumineuses à la base de l'apex. Elles entraînent évidemment un accroissement de la taille des plastes et les déforment en provoquant une sphérulisation ou au contraire en accentuant leur forme lobée.

Dans les plastes de la région axiale de l'apex l'accumulation d'amidon s'accompagne d'un très important remaniement structural et d'une intense élaboration de composés osmiophiles : il se constitue un centroplaste (EYM 1971) tubuleux dont certains éléments demeurent reliés à des saccules. L'ensemble de ce système tubulo-lamellaire élabore des substances osmiophiles d'une densité aux électrons équivalente à celle des composés constitutifs des plastoglobules.

Le centroplaste (= prolamellar body - HODGE, MC LEAN & MERCER, 1956, = plastid center - V. WETTSTEIN, 1957, = ...) s'organise très rapidement au début de la période non organogène : alors qu'aucune structure de ce ty

pe n'a été reconnue dans les tissus des bourgeons fixés le 2-VIII-1973, des centroplastes parfaitement organisés sont présents dans les plastes des tissus de la base des ébauches foliaires et dans ceux du parenchyme médullaire des bourgeons fixés le 8-VIII-1973. Il semble que le centroplaste s'édifie à partir d'un ensemble de tubules à contenu sombre que nous supposons issu d'une réorganisation du matériel membranaire préexistant, en particulier de celui qui résulte des multiples invaginations vésiculeuses de la membrane plastidiale interne et des vésicules intrastromatiques détachées de cette même membrane. Certains plastes présentent en effet des accumulations localisées de tubules et de vésicules à contenu clair ; dans d'autres, des tubules longs, sinueux, de calibre irrégulier et renfermant une substance osmiophile, sont visibles dans ces mêmes zones. Dans certains éléments plastidiaux, ces tubules à contenu osmiophile apparaissent entremêlés, ce qui a été interprété comme un stade d'organisation du centroplaste. Enfin, certains plastes contiennent un centroplaste typique, en relation avec les thylakoïdes et non environné de vésicules.

Dans un plan de coupe favorable, le centroplaste se présente comme une trame constituée par le croisement selon un angle de 75° environ de séries parallèles de tubules périodiquement renflés ; les renflements apparaissent comme des nodules sphériques d'environ 180 Å de diamètre, la distance centre à centre de deux nodules voisins étant de l'ordre de 450 Å. Certains des éléments de cet ensemble sont abouchés à des thylakoïdes stromatiques, ce qui milite en faveur de l'interprétation de nombreux auteurs (cf. MÜHLETHALER 1971) qui attribuent au centroplaste un rôle directeur dans la formation du système lamellaire intraplastidial.

Par la suite, l'osmiophilie du contenu du centroplaste et des thylakoïdes s'accroît considérablement. Lorsque cette tendance a atteint son maximum (fig. 6 et 7, pl. II), la densité aux électrons de la substance renfermée par ces éléments est identique à celle qui constitue les plastoglobules et à peine inférieure à celle des membranes, de sorte que les cavités internes ou loculus (WEIER et al., 1965) des saccules intraplastidiaux se distinguent à peine

de leur paroi. Sur un grand nombre de plastes, il apparaît nettement que les éléments du centroplaste sont abouchés à de longs thylakoïdes stromatiques et non aux thylakoïdes granaires plus courts.

L'osmiophilie de l'amidon diminue progressivement depuis le 15-X-1973, ce que SUIRE (1970) relie à une diminution de l'activité synthétique. Au 29-X-1973, les inclusions amylacées sont encore légèrement osmiophiles. Leur osmiophilie est pratiquement nulle au 5-XI-1973, ce que le même auteur interprète comme un arrêt des synthèses amylacées. Selon notre interprétation et tout au moins pour l'année 1973, ce phénomène marque la fin de la première étape de la période non organogène.

Seconde étape

Du point de vue cytologique, cette deuxième étape se caractérise par une hydrolyse de l'amidon et une désorganisation du centroplaste.

Au 12-XI-1973, les inclusions amylacées synthétisées au cours de l'étape précédente se présentent sous forme d'enclaves claires envahies de granules fortement osmiophiles, plus nombreux à la périphérie, aspect caractéristique d'une hydrolyse (fig. 2, pl. 20 et fig. 1, pl. 21). Au 26-XII-1973, de légères traces d'hydrolyses subsistent dans quelques enclaves, alors que d'autres sont légèrement et uniformément osmiophiles, signe d'une reprise de l'activité synthétique.

Dans le présent travail, nous limitons la seconde étape de la période non organogène à l'époque pendant laquelle des traces d'hydrolyse de l'amidon demeurent visibles au niveau des plastes. Cette étape, assez bien caractérisable du point de vue cytologique, a donc débuté en 1973 entre le 5-XI et le 12-XI et s'est achevée aux environs du 26-XII.

L'hydrolyse des réserves amylacées coïncide avec une *désorganisation du centroplaste* qui se manifeste par la rupture des rapports existant entre les deux séries parallèles d'éléments constituant la trame du centroplaste typique. Cet organite se présente alors comme un ensemble de tu-

bules lâchement entremêlés.

Troisième étape

Elle se distingue de l'étape précédente essentiellement par une reprise des synthèses d'amidon. Pendant cette période, les inclusions amylacées intraplastidiales deviennent de plus en plus nombreuses et volumineuses (pl. 22). L'amidon est fortement osmiophile, signe d'une synthèse active.

Les éléments résultant de la désorganisation des centroplastes subsistent au moins jusqu'au 15-III-1974 (date de notre dernier prélèvement), soit une dizaine de jours avant le débourrement (25-III-1974). Ils se présentent alors sous forme d'ensembles de tubules sinueux enchevêtrés à contenu osmiophile (fig. 1, pl. 22) qui tendent à se disposer en couches concentriques et sont alors circonscrits par une ou plusieurs lamelles représentant apparemment les saccules stromatiques auxquels les tubules sont demeurés abouchés (fig. 2, pl. 22). Il s'individualise ainsi des ensembles sphériques qui ne conservent apparemment que peu de relations avec les thylakoïdes stromatiques ou granaires impliqués dans la formation du système lamellaire du plaste.

En fin d'évolution, de nombreux plastes contiennent plusieurs des ensembles (fig. 2, pl. 22) que nous venons de décrire, alors que nous n'avons jamais observé dans les stades antérieurs plus d'un centroplaste par plaste. Ces remarques suggèrent que les ensembles structuraux issus dans chaque plaste de la désorganisation du centroplaste ont une valeur vestigielle et s'isolent sans doute progressivement de l'appareil photosynthétique proprement dit, au niveau duquel les pigments fonctionnels sont susceptibles d'être activés.

II - LE VACUOME ET LES INCLUSIONS VACUOLAIRES

Les vacuoles ont une évolution différente suivant qu'elles accumulent ou non des polyphénols.

a) Evolution du vacuome dans les cellules non tannifères

Les cellules indifférenciées de la région latérale subapicale et des initiums pendant la période d'organogenèse, ainsi que les cellules peu différenciées de la zone subapicale et des premières ébauches foliaires ou inflorescentielles à tous les stades du développement ontogénique, renferment des enclaves limitées par une simple membrane. Ces enclaves peuvent être rapportées à certaines des structures reconnues comme faisant partie ou rejoignant le vacuome selon les interprétations les plus récentes de ce système cellulaire (BUVAT, 1969, C. COULOMB, 1972, P. COULOMB, 1971, MARTY, 1973 a et b, 1975), le vacuome tel qu'il avait été défini par P. DANGEARD (1923) n'étant qu'un aspect évolutif particulier de l'espace exoplasmique (DE DUVE, 1966) ou l'un des aspects de l'évolution d'un système structural tubulo-réticulé (MARTY, 1973).

Dans cette conception, il est possible de rattacher au vacuome les structures suivantes observées au niveau des cellules méristématiques de l'apex :

- des enclaves de forme irrégulière, à contenu clair, pourvues ou non de prolongements effilés, telles que celles de la figure 2, pl. 12 ou pl. 5. Elles sont probablement assimilables aux provacuoles isolées de régions dégranulisées du réticulum endoplasmique, à l'origine de vacuoles de plus grande taille selon la conception de BUVAT (1969). Des enclaves de ce type ne sont pas les plus abondantes dans les régions méristématiques de l'apex caulinaire. Elles sont vraisemblablement à l'origine de vacuoles non lytiques de forme variable, telles que celles de la fig. 2, pl. 12 ou pl. 5.

- des enclaves subsphériques, pourvues (fig. 1, pl. 7) ou non (fig. 1, pl. 5, fig. 2, pl. 7, pl. 8, fig. 1, pl. 14, pl. 16) de précipités osmiophiles. Les plus petites enclaves de ce type pourraient représenter des vésicules golgiennes claires, assimilables aux vésicules V_1 distinguées par P. COULOMB (1971). Aucune des figures observées ne suggère qu'elles puissent s'isoler de régions agranulaires du réticulum endoplasmique, suivant l'interprétation de MATILE & MOOR (1968). Les aspects de fusion entre ces vésicules ne sont pas fréquents dans les cellules méristématiques. Peut-être de telles enclaves d'origine golgienne coexistent-elles un certain temps sans fusionner, à la manière des vésicules golgiennes dilatées qui constituent la majeure partie du vacuome des méiotocytes de *Mnium undulatum* (EYME & SUIRE, 1971).

- des enclaves de forme variable contenant des éléments figurés parfois homologables à des organites cytoplasmiques en voie de dégénérescence. Ces enclaves sont assimilables à des vacuoles lytiques dont l'origine est controversée. Pour P. COULOMB (1971), elles représentent en effet l'évolution de vésicules golgiennes claires et de grande taille ou bien de régions dégranulisées du réticulum endoplasmique : pour MARTY (1973 et 1975), elles représentent l'évolution d'un appareil provacuolaire issu de la zone de maturation des dictyosomes. En l'absence de tests histochimiques, nous ne saurions prendre position sur l'origine et le contenu enzymatique des enclaves lytiques de l'apex de l'Ugni blanc ; nous nous contenterons seulement de mentionner que de telles vacuoles sont fréquentes dans les tissus méristématiques et plus particulièrement dans ceux de la région supérieure de l'apex ou des premières ébauches pendant la période d'organogenèse (pl. 9 et fig. 1, pl. 11).

Les plasmalemmasomes sont englobés par des vacuoles qui en assurent la lyse et nous y reviendrons plus loin. Leur contenu est donc transformé au sein du compartiment exoplasmique auquel ils apportent probablement des composés associés au plasmalemme ou prélevés dans l'espace péricellulaire.

L'activité lytique du vacuome diminue au cours de la différenciation des cellules, alors que les fusions

répétées entre les éléments vacuolaires entraînent la formation d'enclaves de taille de plus en plus importante (pl. 6). Finalement, ces fusions aboutissent à la constitution d'un petit nombre d'enclaves dans chaque cellule ou même, dans la plus grande partie des éléments parenchymateux de la base de l'apex ou des ébauches foliaires les plus âgées, à la constitution d'une seule vacuole (fig. 3, pl. 13

b) Evolution du vacuome dans les cellules tannifères

La localisation des cellules tannifères et les divers aspects de la réduction du tétroxyde d'osmium par leur contenu ont été décrits dans la partie histologique. Nous résumons ici nos observations sur l'évolution infrastructurale des vacuoles spécialisées dans l'élaboration de tanins évolution qui a été principalement suivie dans les tissus médullaires de l'axe du bourgeon principal.

Entre la cinquième et la dixième couche cellulaire sous le sommet de l'apex se différencient des îlots de cellules dont certains des éléments vacuolaires se distinguent par l'épaisseur de leur tonoplaste. L'épaississement de cette membrane apparaît lié à l'apposition sur sa face interne d'un matériel fortement osmiophile (fig. 2, pl. 13)) vraisemblablement de nature enzymatique, qui constitue généralement une couche continue et ne se présente que rarement sous forme d'unités granulaires distinctes (fig. 1, pl. 13)) Ce processus de dépôt est analogue à celui qu'a décrit SUIRE (1970) au cours de la formation de l'ergastome d'une Hépatique, *Radula complanata*. Cet auteur pense que la formation de composés dans les éléments vacuolaires est précédée de la synthèse ou de l'activation des systèmes enzymatiques nécessaires à l'élaboration de ces substances. Le fait que ces systèmes contractent des liaisons avec le tonoplaste suggère soit que des fractions enzymatiques sont synthétisées à ce niveau, soit qu'elles y sont activées par couplage avec des cofacteurs élaborés dans le cytoplasme et qui parviennent dans la vacuole en traversant le tonoplaste.

L'observation de coupes longitudinales axiales

de l'apex en direction de sa base suggère que les vacuoles à tonoplaste épaissi se chargent progressivement de précipités fortement osmiophiles, vraisemblablement assimilables, en majeure partie, à des polyphénols tanniques de plus en plus condensés, qui apparaissent d'autant plus denses aux électrons (pl. 6, fig. 2, pl. 14, fig. 2, pl. 17). Par ailleurs, l'apparition des premiers précipités coïncide avec le détachement du matériel osmiophile de la face interne du tonoplaste, celui-ci retrouvant une épaisseur normale (fig. 1, pl. 13) et la conservant jusqu'en fin d'évolution des cellules tannifères (fig. 3, pl. 13).

Les observations effectuées sur les cellules tannifères nous amènent donc à distinguer trois types de vacuoles que nous appellerons v_1, v_2 et v_3. Elles représentent les états évolutifs successifs des enclaves élaboratrices et ne sont pas assimilables aux vésicules distinguées par COULOMB sous les mêmes sigles.

- les vacuoles v_1 ont un aspect banal : tonoplaste d'épaisseur équivalente aux parois du reticulum endoplasmique, contenu clair.

- les vacuoles v_2 ont un contenu également clair, mais leur tonoplaste est épaissi par l'apposition à sa face interne d'un matériel fortement osmiophile. Ces éléments dont la spécialisation est déjà visible représentent en quelque sorte des provacuoles tannifères.

- les vacuoles v_3 ont un tonoplaste non épaissi. Ces éléments se chargent progressivement de précipités osmiophiles et représentent donc les sites d'élaboration des tanins.

En l'absence de tests cytochimiques, l'interprétation proposée rend compte de l'ensemble des aspects observés d'une façon qui paraît provisoirement satisfaisante.

III - LES AUTRES CONSTITUANTS CELLULAIRES

1 - Le hyaloplasme

Le hyaloplasme est clair dans toutes les cellules à l'exception toutefois des cellules tannifères en fin d'évolution. Dans ces cellules, en effet, le cytoplasme dégénère et le hyaloplasme devient osmiophile (fig. 3, pl. 13).

2 - Le noyau

Nous n'avons observé qu'un très petit nombre de cellules en mitose et uniquement à l'aisselle de primordiums foliaires, au début de la période organogène. Durant cette période, le bourgeon principal initie un certain nombre d'ébauches ; son volume et le nombre de cellules qui le constituent augmentent considérablement. Il paraît donc étonnant d'observer un nombre si réduit de divisions cellulaires dans un organe en prolifération active et nous n'avons à ce sujet aucune explication à proposer.

Il faut préciser toutefois que les mitoses n'ont pas été spécialement recherchées par des fixations systématiques : le plus souvent, les sarments ont été coupés vers 9 heures et la fixation des bourgeons a été effectuée entre 10 heures et 11 heures. Nous ne connaissons pas le rythme nycthéméral des mitoses chez la Vigne. Peut-être est-il très différent de celui d'un certain nombre de Phanérogames chez lesquelles le maximum d'activité mitotique se situe aux environs de 9 heures, une recrudescence d'activité, plus faible que celle du matin, ayant également lieu vers 21 heures (NOUGAREDE, 1965). Peut-être aussi l'isolement du sarment entraîne-t-il une baisse immédiate de l'activité prolifératrice, le délai entre la section des sarments et la fixation des méristèmes étant alors assez long pour permettre le retour à l'interphase de noyaux en mitoses.

Toujours est-il que nous n'avons pratiquement observé que des noyaux interphasiques.

Durant la période non-organogène, l'activité de l'apex est interrompue, comme nous l'avons signalé dans le chapitre "histologie" et tous les noyaux sont en interphase.

Le noyau interphasique de l'Ugni blanc contient typiquement deux nucléoles. Le diamètre moyen des noyaux et des nucléoles des cellules apicales qui est respectivement de 6 µ et de 2 µ à la fin de la période d'organogenèse et pendant la dormance, s'accroît jusqu'à 8 µ et 2,5 µ pendant la phase de prédébourrement. Il est possible que cette augmentation de taille représente l'un des signes précurseurs de l'imminence de la reprise d'une activité prolifératrice au niveau du bourgeon principal de l'oeil latent.

Dans la région subapicale de l'apex du bourgeon principal de l'oeil latent de l'Ugni blanc et dans les cellules des ébauches foliaires les moins évoluées, les noyaux sont sub-sphériques (6 à 8 µ de diamètre) dans les cellules polyédriques (fig. 2, pl. 7) et allongés (10 x 3 µ environ) dans certains éléments conducteurs (fig. 1, pl. 15). Après fixation, la chromatine se présente sous la forme d'un réseau localement condensé en chromocentres dispersés dans le nucléoplasme, particulièrement fréquents à la périphérie nucléaire, parfois juxtanucléolaires. Cette disposition de la chromatine permet de rapporter le noyau de l'Ugni blanc au type réticulé à chromocentres distingué par DANGEARD (1947). Les noyaux des cellules les plus méristématiques ne montrent jamais d'auréoles périnucléolaires. Dans les noyaux de cellules en voie de dégénérescence (voir par ex. fig. 2, pl. 10), le réseau chromatinien s'accentue et se décolle des nucléoles, réservant autour de chacun une zone claire.

Les nucléoles ont une structure granulo-fibrillaire plus serrée que celle du réseau de chromatine et apparaissent souvent pourvus de petites zones claires de 0,3 à 0,5 µ de diamètre (cf. par ex. fig. 2, pl. 7). Dans les cellules les plus méristématiques, les feuillets de l'enveloppe nucléaire sont irrégulièrement espacés, parfois localement dilatés en ampoules ou abouchés à des travées du réticulum endoplasmiques (fig. 1, pl. 11). Dans les cellules

plus évoluées, les feuillets réservent entre eux un espace d'environ 300 Å et aucun abouchement n'a été mis en évidence. Les pores nucléaires sont relativement peu nombreux et mesurent environ 300 Å de diamètre.

3 - Les ribosomes

Dans le cytoplasme, les ribosomes sont le plus souvent disposés en aggrégats apparemment inorganisés. Ils se présentent parfois en groupes de 5 ou 6 (fig. 1, pl. 13) dont la disposition régulière suggère l'idée d'une association en unités fonctionnelles. Nous n'avons pas observé de polysomes en hélices. Enfin, certains ribosomes sont accolés à la surface externe des membranes du réticulum endoplasmique.

4 - Les oléosomes

Les lipides figurés du cytoplasme se présentent dans les cellules de l'apex sous forme de gouttelettes sphériques, les oléosomes. Le diamètre maximal de ces organites est de 0,5 µ pendant la période d'organogenèse et pendant la première étape de la période non organogène ; il atteint 1,2 µ pendant les seconde et troisième étapes de la période non organogène (fig. 1, pl. 21). Le nombre d'oléosomes ne subit pas de variations significatives dans les cellules méristématiques de l'apex pendant toute l'évolution du bourgeon et leur osmiophilie demeure faible. Cette dernière propriété suggère que les lipides intracytoplasmiques figurés sont pauvres en acides gras insaturés et que leur composition demeure stable au niveau de l'apex du bourgeon principal de l'oeil latent. L'observation cytologique de l'apex ne permet donc de déceler ni les importantes fluctuations de la teneur totale en acides gras ni les variations des proportions relatives d'acides gras saturés ou insaturés qui ont été mises en évidence par les dosages effectués sur les lipides extraits des bourgeons entiers.

5 - Le chondriome

Le chondriome est constitué d'éléments de forme sinueuse atteignant plus de 5 µ de longueur (cf. par ex. pl. 8). Leur section est subsphérique et leur diamètre varie de 0,5 à 0,8 µ. Ces caractéristiques se conservent dans les cellules de l'apex pendant les diverses étapes de la période organogène et la première étape de la période non organogène.

Durant la période d'organogenèse, les crêtes mitochondriales sont longues, peu nombreuses et peu sinueuses. Des fibrilles d'un aspect analogue aux fibrilles d'ADN mitochondrial forment fréquemment un réseau au sein de la matrice claire, qui contient par ailleurs, et spécialement au voisinage des crêtes, des granules denses. Des plages claires suggérant la possibilité d'un débit de vésiculisation sont parfois visibles, alors qu'un faible pourcentage de mitochondries sont localement hypertrophiées en vésicules à contenu clair (cf. par ex. pl. 9).

Au cours de la première étape de la période non organogène, les aspects de vésiculisation semblent disparaître à peu près totalement, les mitochondries conservant par ailleurs la même apparence (cf. par ex. fig. 2, pl. 18).

Peu de variations sont visibles au niveau de l'apex durant les étapes ultérieures de la période non organogène. Tout au plus peut-on remarquer l'absence de plages claires dans la matrice et la densification du réseau granulo-fibrillaire (cf. fig. 1, pl. 22).

Dans les cellules tannifères, les mitochondries conservent une matrice claire et dégénèrent à la fin de la période d'accumulation des tanins par vésiculation totale ou lyse.

6 - L'appareil de Golgi

Dans les cellules les plus méristématiques, les dictyosomes sont relativement nombreux, généralement constitués par l'empilement de 4 ou 5 saccules (rarement plus) d'environ 1 µ de longueur, souvent onduleux mais rarement arqués. Les vésicules golgiennes sont claires, peu nombreuses et, dans l'ensemble, l'appareil de Golgi apparaît peu actif (fig. 2, pl. 7).

Dans les cellules plus différenciées des ébauches foliaires ou de la région axiale de l'apex, les dictyosomes conservent la même morphologie et apparaissent également entourés d'un petit nombre de vésicules claires. Aucune variation significative n'a été observée au cours des diverses étapes des périodes organogène et non organogène.

L'appareil de Golgi apparaît peu actif dans toutes les cellules durant la période non organogène ainsi que dans les cellules interphasiques durant l'organogenèse, ce qui semble en relation avec le fait que, pendant ces périodes, l'élaboration de parois cellulaires est réduite et notamment durant la période non organogène. Il ne paraît pas élaborer de mucilages et aucune observation ne permet de penser que des productions golgiennes soient à l'origine d'enclaves vacuolaires.

7 - Le réticulum endoplasmique

Dans les cellules les plus indifférenciées de l'apex, le réticulum endoplasmique est représenté par des travées étendues et digitées, de contour irrégulier ; dispersées dans tout le cytoplasme, ces travées sont parfois plus abondantes à la périphérie de la cellule (pl. 8). Les zones pourvues de ribosomes (reticulum "rough") sont généralement peu étendues. L'extension du réticulum semble se réduire pendant les deux premières étapes de la période non organogène et se présente alors, au niveau des cellules apicales, sous forme d'un petit nombre de courtes travées souvent granulaires (cf. par ex. fig. 2, pl. 20). Dans les

cellules plus évoluées, le réticulum conserve la même morphologie que dans les éléments fortement méristématiques et se présente en travées étendues à contenu clair et zones granulaires réduites. Dans les cellules tannifères, le réticulum dégénère en fin d'évolution, comme la plupart des autres constituants de ces cellules (comparer par ex. fig. 1 et 3, pl. 13 ou fig. 2, pl. 14 avec fig. 2, pl. 10). A un certain stade de l'évolution des éléments criblés du phloème, le réticulum se présente sous l'aspect caractéristique d'empilements de courtes travées rectilignes (fig. 5, pl. 12).

Les coupes effectuées au niveau des éléments fortement méristématiques de l'apex (région latérale subapicale et initium) ont permis d'observer l'existence d'abouchements de travée ou de canalicules du réticulum avec l'enveloppe nucléaire (cf. fig. 1, pl. 11) et plus fréquemment avec le plasmalemme au niveau de plasmodesmes (cf. pl. 8 et 9) ; toutefois, dans ce dernier cas, le passage d'un canalicule au travers de la paroi cellulaire et la continuité avec un élément de réticulum dans la cellule voisine n'ont pas été suivis. Dans ces mêmes cellules, des pseudocristaux protéiques sont parfois présents dans des dilatations du réticulum qui, suivant le niveau de la coupe, peuvent apparaître isolées de ce système et se présenter dans une enclave analogue à une provacuole (fig. 3, pl. 4). Selon NOVIKOFF (in C. COULOMB, 1972), de telles formations sont toujours élaborées dans des diverticules réticulaires.

Le réticulum endoplasmique est en partie à l'origine du vacuome et les travaux les plus récents (cf. par ex. P. COULOMB, 1971 et C. COULOMB, 1972) montrent qu'un certain nombre des structures qui ont été observées dans les cellules méristématiques (vésicules claires, nappes de séquestration, vacuoles lytiques ou non) peuvent trouver leur origine dans l'évolution de régions agranulaires du réticulum et représenter des constituants de l'espace exoplasmique (DE DUVE, 1966). De tels aspects ont été évoqués dans la section consacrée à l'étude du vacuome.

8 - Le plasmalemme et les plasmalemmasomes

Dans de nombreux clichés, le plasmalemme apparaît plus épais que le tonoplaste des vacuoles banales, non tannifères, ou que les membranes du réticulum endoplasmique. Cet aspect semble lié à l'existence de deux couches denses particulièrement épaisses de part et d'autre de la zone centrale claire et non pas à l'apposition d'un matériel dense à la couche interne comme dans le cas du tonoplaste des vacuoles tannifères. Il est peut-être en relation avec l'existence des systèmes enzymatiques sur les deux faces du plasmalemme.

EYME (1966) rattache aux "vésicules membranaires" des invaginations du plasmalemme à contenu tubuleux et/ou vésiculeux. Des formations identiques sont appelées "plasmalemmasomes" par MARCHANT & ROBARDS (1968) puis par MESQUITA (1970), terme que nous adoptons dans ce travail.

Les plasmalemmasomes sont fréquents dans les cellules les plus méristématiques de l'apex pendant l'organogenèse du bourgeon ; ils sont plus rares durant les phases ontogéniques suivantes. Les plus volumineux sont généralement localisés dans les angles des cellules. Suivant l'orientation de la coupe, ils apparaissent comme des formations pédicellées dont la membrane est en relation avec le plasmalemme ou comme des structures globuleuses isolées dont la paroi conserve (fig. 4, pl. 12) ou non (fig. 1, pl. 4) l'épaisseur du plasmalemme. Leur contenu figuré est constitué de tubules et de vésicules (fig. 1, pl. 4, fig. 4, pl. 12), plus rarement d'une seule catégorie de ces éléments ou de trabécules (fig. 4, pl. 12). Les plasmalemmasomes apparaissent souvent coiffés d'une vacuole (fig. 1, pl. 4, fig. 4, pl. 12) dans laquelle ils sont progressivement englobés (fig. 3, pl. 12). Leur contenu membranaire (fig. 1, pl. 19) se dispose en couches concentriques (figures myéliniques, EYME 1966 = corps multilamellaires, C. COULOMB & BUVAT 1968 = enroulements membranaires, P. COULOMB 1968) avant d'être lysé (cf. MESQUITA, 1972 et C. COULOMB 1972). Les plasmalemmasomes représentent donc des structures transitoires qui rejoignent le vacuome, c'est-à-dire l'espace exoplasmique selon la conception

plus générale de DE DUVE (1966).

9 - Le système microtubulaire intracytoplasmique

La présence de microtubules intracytoplasmiques d'environ 300 Å de diamètre externe, 130 Å de diamètre interne et d'une longueur indéterminée mais supérieure à 2 µ, a été mise en évidence dans certaines cellules de l'apex du bourgeon principal de l'oeil latent durant la période d'organogenèse (fig. 1, pl. 12 et pl. 14) et pendant la troisième phase de la période non organogène (fig. 1, pl. 22). Dans les cellules où ils existent, ces microtubules sont rarement isolés ; ils se présentent généralement en groupes et sont à la fois parallèles entre eux (fig. 1, pl. 22) et au plasmalemme, de sorte qu'ils forment une couche discontinue unistrate à la périphérie du cytoplasme. Les tubules sont disposés à environ une cinquantaine d'Angstroems du plasmalemme et deux tubules voisins d'un même groupe sont espacés d'environ 200 Å (distance de centre à centre de l'ordre de 550 Å).

Ces tubules ont été observés exclusivement dans des cellules interphasiques. Ils ne sont pas visibles dans tous les éléments cellulaires d'un même organe, ce qui semble exclure, dans les cellules qui en sont dépourvues, l'éventualité d'une désorganisation sous l'action de conditions de fixations inadéquates (dépolymérisation sous l'influence de basses températures par exemple) et renforce d'autant la présomption sur la réalité de leur absence dans ces mêmes cellules. De plus, ces tubules n'ont été observés que dans des bourgeons où une certaine activité mitotique est supposée conservée (période d'organogenèse) ou en cours de rétablissement (3ème étape non organogène) (fig. 1, pl. 22), bien que durant ces phases, les mitoses soient très rares (période d'organogenèse) ou absentes (3ème étape non organogène).

En définitive, les microtubules périphériques que nous venons de décrire ont des dimensions du même ordre que celles observées par LEDBETTER et PORTER (1963) dans les racines de *Phleum, Spirodela et Juniperus*, mais ils ne forment pas une couche continue à la périphérie du cytoplasme

et ne se trouvent pas dans toutes les cellules. Leur présence paraît liée à l'activité mitotique des cellules et il semble plus opportun de les rapprocher pour cette raison du système microtubulaire décrit chez plusieurs espèces (Blé, Haricot, Tabac, *Pellia*) comme s'édifiant au cours de la pré-prophase (PICKETT-HEAPS et NORTHCOTE, 1966 a et b ; CRONSHAW et ESAU, 1968 ; SUIRE, 1970). Selon ces auteurs, la "bande préprophasique" préfigure le plan de la future plaque cellulaire. Dans cette hypothèse, les tubules périphériques ne sont pas visibles durant la totalité de l'interphase : ils ne s'organisent qu'avant la prophase et leur présence annonce l'imminence d'une mitose, ce qui permet d'expliquer, chez l'Ugni blanc, l'irrégularité de la dispersion des cellules pourvues de ces tubules parmi celles qui en sont dépourvues.

10 - La paroi cellulaire et les plasmodesmes

Toutes les cellules observées étant interphasiques, il ne nous est pas possible d'apporter des renseignements sur la formation de leur paroi. Nous pouvons seulement dire que la paroi des cellules méristématiques du bourgeon principal ne présente aucun caractère original : elle est mince (0,3 µ environ) et la zone médiane représentant la lamelle moyenne est plus développée que la paroi primaire représentée par deux zones claires de part et d'autre de cette lamelle. La paroi est plus épaisse dans les tissus plus différenciés et il existe des méats à contenu non osmiophile. Dans le phloème, l'orientation des microfibrilles cellulosiques parallèlement au plasmalemme confère à la paroi nacrée des éléments criblés une structure typique.

Les plasmodesmes sont conformes à leur structure habituelle chez les Phanérogames. Ils sont relativement nombreux, souvent dispersés, parfois rapprochés en plages de faible étendue. Le canalicule central est rarement bien visible : lorsqu'il l'est, il apparaît peu contourné. Des profils de réticulum endoplasmique représentant

vraisemblablement des coupes de canalicules apparaissent parfois en relation avec les plasmodesmes (cf. pl. 8 en particulier).

oOo

CHAPITRE III

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Les observations histologiques et cytologiques que nous avons effectuées sur le bourgeon principal de l'oeil latent de l'Ugni blanc nous ont rapporté de très nombreux renseignements, sur lesquels nous ne reviendrons pas, et nous ont amené à distinguer 2 grandes périodes au cours de son évolution, une période d'organogenèse et une période non organogène. Chacune de ces périodes est parfaitement limitée dans le temps, se divise en plusieurs étapes qui présentent chacune des caractéristiques particulières et qu'il faut maintenant essayer de relier aux phénomènes physiologiques déjà connus.

A - LA PERIODE D'ORGANOGENESE

Elle débute avec la formation des yeux latents sur le rameau de l'année. Les ébauches de feuilles, d'inflorescences et de vrilles s'édifient mais ne se développeront qu'au printemps suivant, après le débourrement du bourgeon, pour donner naissance à la partie préformée du rameau.

L'activité proliférative des méristèmes, forte au début de cette période, s'amenuise progressivement et devient nulle à la fin du mois de juillet. On peut donc considérer que cette période du développement du bourgeon prend fin lorsque cesse toute activité proliférative.

Des considérations d'ordre histologique nous ont permis de distinguer 2 étapes au cours de cette période. Les dates qui en marquent les limites permettent de considérer que la *deuxième étape* correspond à la phase de pré-dormance des bourgeons (POUGET, 1963). Quant à la *première étape*, qui n'a pas été caractérisée au point de vue physiologique par un nom particulier, elle correspond donc au début de l'évolution du bourgeon et se termine lorsqu'il a atteint un degré d'organisation suffisant, le rendant apte à débourrer lorsqu'il est placé dans des conditions adéquates.

L'ordre d'initiation des divers organes chez l'Ugni blanc, tel qu'il ressort de notre étude, confirme les résultats obtenus par CAROLUS (1970) sur un autre cépage, le Merlot, ainsi que le montre clairement le tableau VII : 4 primordiums foliaires sont initiés d'abord ; ensuite sont initiés successivement le premier primordium inflorescentiel, le 5ème primordium foliaire, le 2ème primordium inflorescentiel, puis 2 primordiums foliaires (les 6ème et 7ème) et le 3ème primordium inflorescentiel. Le délai qui s'écoule entre l'initiation de ces divers primordiums est assez comparable à celui qui a été signalé pour le Merlot. La même terminologie (stades A, B, C...) peut donc être employée.

Il y a lieu de signaler enfin que le léger décalage observé dans le niveau d'initiation des primordiums foliaires et inflorescentiels est parfaitement en accord avec ce qui avait été décrit par BUGNON en 1952.

B - PERIODE NON ORGANOGENE

Plus longue que la précédente, elle est caractérisée par le fait que l'activité prolifératrice des méristèmes demeure nulle, mais les trois étapes qui la constituent présentent diverses particularités.

Première étape

Les cellules qui étaient les plus actives durant la période organogène se différencient légèrement. Elles demeureront en cet état jusqu'à l'approche du débourrement. Cette étape n'est donc ni organogène ni histogène. Aucune initiation ne se produit plus.

On pourrait ainsi être tenté de croire qu'aucune modification n'a lieu dans le bourgeon. Or, il n'en est rien, car il se produit un remaniement structural, mis en évidence au niveau du plastidome, et cette étape se caractérise bien, au point de vue cytologique, par l'évolution du plastidome qui la définit parfaitement et permet de préciser ses limites, dans l'ensemble du cycle végétatif, à moins d'une semaine près : elle débute par l'organisation des centroplastes et se termine lorsqu'il apparaît des traces d'hydrolyse dans les réserves amylacées intraplastidiales. En 1973, chez l'Ugni blanc, cette étape a débuté entre le 2-VIII et le 8-VIII et s'est prolongée jusqu'à une date comprise entre le 5-XI et le 12-XI

Il convient de remarquer que durant la même époque de l'année, CAROLUS (1970) mentionnait l'existence d'une certaine activité, mais très réduite elle aussi, puisqu'il s'agissait seulement d'un allongement des bractées axillantes des ramifications secondaires des inflorescences primordiales.

Il y a lieu de signaler, en outre, que pendant toute la durée de cette étape se produit une synthèse d'amidon et cette synthèse est active. Une telle synthèse, durant

TABLEAU VII

Ordre d'apparition des primordiums foliaires (P.f) et inflorescentiels (P.i) chez l'Ugni blanc et le Merlot (Les dates ont été indiquées pour l'Ugni blanc, les stades pour le Merlot)

Ugni blanc		
Dates	P.f	P.i
14-V-73	1er	--
21	2ème	--
28	3ème	--
5-VI-73	4ème	--
12	--	1er
18	5ème	--
25	--	2ème
2-VII-73	6ème	--
9	7ème	--
13	--	3ème

Merlot (d'après Carolus)		
Stades	P.f	P.i
A	1er	--
B	2ème	--
C	3ème	--
D	4ème	--
E	--	1er
F	5ème	--
G	--	2ème
H	6ème	--
I	7ème	--
J	--	3ème

cette période, n'est d'ailleurs pas un phénomène propre aux bourgeons, car elle est également bien mise en évidence, à la base des sarments, par l'augmentation rapide et continue du taux des glucides insolubles (BOUARD, 1966).

L'ensemble des considérations que nous venons de développer permet maintenant de dire que cette étape se superpose aux phases d'entrée en dormance et de dormance définies par POUGET en 1963, d'après des critères totalement différents.

Deuxième étape

Au point de vue cytologique, cette deuxième étape de la période non organogène est caractérisée à la fois par l'hydrolyse de l'amidon et par la désorganisation du centroplaste.

Sa durée est difficile à préciser avec certitude car les dates de prélèvement, pourtant nombreuses, sont encore trop espacées. Des traces de l'hydrolyse de l'amidon ne sont visibles que dans le prélèvement du 12-XI-1973. On peut en déduire que, pour l'Ugni blanc de la région bordelaise, cette période a débuté entre le 5-XI et le 12-XI. Elle était terminée le 26-XII, l'amidon plastidial ne présentant plus, à cette date, aucune trace d'hydrolyse.

En se reportant aux variations de la teneur en glucides mises en évidence dans les sarments (BOUARD, 1966), on se rend compte qu'une brusque diminution du taux des glucides insolubles et une augmentation concomitante de celui des glucides solubles ont été mises en évidence de fin octobre à fin décembre, soit pendant 7 à 8 semaines. Ces variations correspondent manifestement à cette deuxième étape mais, au niveau du bourgeon, tout au moins pour les bourgeons étudiés, l'hydrolyse des réserves amylacées ne paraît guère se prolonger au-delà de six semaines. Nous admettrons donc provisoirement que cette phase a débuté, en 1973, entre le 5-XI et le 12-XI et qu'elle s'est prolongée jusqu'à la dernière semaine du mois de décembre.

Si l'on considère maintenant les résultats obtenus par POUGET en 1963, on remarque que cette deuxième étape de la période non organogène correspond bien à l'ensemble des phases de levée de dormance et de post-dormance définies par cet auteur à la suite de ses recherches sur le Merlot.

Troisième étape

Elle débute lorsque l'hydrolyse de l'amidon est terminée et elle est caractérisée, au point de vue cytologique, à la fois par une synthèse continue d'amidon, dont l'importance pourrait évidemment être déterminée par des dosages, et par une réorganisation en unités subsphériques des éléments résultant de la désorganisation du centroplaste.

En ce qui concerne l'amidon, il est encore intéressant de constater que dans les sarments (BOUARD, 1966), on observe à la même époque une augmentation continue de la teneur en glucides insolubles.

Au cours de cette troisième étape, l'apex n'a toujours aucune activité organogène ou histogène. Cette étape a donc débuté en 1973 pendant la dernière semaine du mois de décembre (26-XII-1973), s'est prolongée jusqu'au 15-III-1974 et il y a tout lieu de penser qu'elle s'est terminée au débourrement.

Ainsi délimitée, cette troisième étape correspond très vraisemblablement à la phase de pré-débourrement de POUGET, telle qu'il l'avait définie en 1963.

Il faut souligner enfin que les prélèvements du 15-III-1974 ne montrent aucune mitose mais seulement une augmentation du diamètre moyen des noyaux et des nucléoles. Ce dernier phénomène avait déjà été mentionné par CAROLUS (1970) qui signalait, par ailleurs, une reprise de l'activité mitotique une à trois semaines avant le débourrement. Peut-être aurait-il été possible de mettre en évidence des mitoses sur le prélèvement du 21-III-1974 que nous n'avons malheureuse-

ment pu examiner. Quoi qu'il en soit, il nous paraît assez vraisemblable d'admettre que l'augmentation volumétrique considérable qui conduit au débourrement est davantage liée à une hydratation des tissus qu'à la brusque reprise d'une activité mitotique se traduisant par une multiplication du nombre des cellules. Cette hypothèse est en partie étayée par les résultats de BOUARD (1966) qui met en évidence une hydratation considérable des sarments au cours de cette période qui précède le débourrement.

Ainsi, l'étude cytologique que nous avons faite, outre les renseignements qu'elle apporte ou les précisions qu'elle fournit sur les constituants cellulaires de la Vigne, permet de définir avec précision, par des critères purement cytologiques, un certain nombre d'étapes dans l'évolution des bourgeons latents depuis leur formation jusqu'à leur éclosion. Il est, en outre, remarquable de constater qu'il est possible, là aussi, d'établir des relations très nettes entre certaines de ces phases et celles qui avaient déjà été définies à partir de critères physiologiques.

oOo

CONCLUSION GÉNÉRALE

CONCLUSION GÉNÉRALE

Les recherches que nous avons poursuivies tout au long de l'année sur les bourgeons latents de l'Ugni blanc nous ont permis de distinguer plusieurs étapes dans l'évolution de ces bourgeons. Il est extrêmement intéressant de remarquer qu'il nous a été possible de mettre en évidence exactement les mêmes étapes, à quelques jours près, par des considérations d'ordre biochimique, histologique ou cytologique. Il est encore plus remarquable de constater que les étapes ainsi définies se superposent parfaitement aux phases de pré-dormance, d'entrée en dormance, de dormance, de post-dormance, et de pré-débourrement distinguées au moyen de critères encore différents. Il apparaît donc possible maintenant, au terme de nos recherches, de préciser, tant au point de vue biochimique que cytologique, ce qui caractérise les différentes phases du cycle végétatif des bourgeons latents de la Vigne.

Il nous paraît, en outre, intéressant d'insister sur le fait que pendant la période de repos de la Vigne, les bourgeons sont le siège de modifications incessantes et de remaniements qui se traduisent non seulement par des variations de la teneur ou des proportions des divers constituants, mais aussi par des remaniements structuraux. Ainsi, de même que les sarments qui leur servent de support, les bourgeons présentent pendant la période de repos de la Vigne une activité métabolique dont la signification précise nous échappe encore.

L'étude que nous avons réalisé sur la Vigne, matériel difficile mais de choix, nous a permis d'apporter notre contribution à une meilleure connaissance de ses bourgeons, en reliant entre eux des faits physiologiques, biochimiques, histologiques et cytologiques. Elle nous a montré aussi la complexité de tous les phénomènes qui touchent à la vie et a mis en relief quelques-uns des problèmes qui restent encore à résoudre.

oOo

BIBLIOGRAPHIE

ALLEWELDT (G), 1960 - Untersuchungen über den Austriet der WinterKnospen von Reben. *Vitis, 3*, 134-152.

ALSAIDI (I.), CHERRAD (M.) et BOUARD (J.), 1974 - Teneur en acides gras des bourgeons latents de *Vitis vinifera* L. var. Ugni blanc et phénomènes rythmiques de croissance. *Conn. Vigne vin* (4), 315-320.

ANTCLIFF (A.J.) and MAY (P.), 1961 - Dormancy and bud Burst in Sultana vines. *Vitis, 3*, 1-14.

ATALAY (D.), CHERRAD (M.) et BOUARD (J.), 1973 - Mise en évidence de plusieurs acides gras dans les sarments aoûtés de *Vitis vinifera* L. var. Ugni blanc *C.R. Acad. Sci.* Paris, *277*, 309-311.

ATALAY (D.), 1975 - Recherches sur l'évolution des principaux acides gras des sarments de vigne au cours du cycle végétatif et des boutures au cours de la rhizogenèse. *Thèse Docteur-Ingénieur*, Bordeaux.

BEN ABDELKADER (A.), MAZLIAK (P.) et CATESSON (A.M.), 1969 - Biogenèse des lipides mitochondriaux au cours de la "survie" (ageing) de disques de parenchyme de tubercule de pomme de terre. *Phytochem., 8*, 1121-1133.

BERTRAND (D.) et DEWOLF (A.), 1966 - L'aluminium, oligo-élément dynamique pour les végétaux supérieurs. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, *262*, 479-481.

BESSIS (R.), 1965 - Recherches sur la fertilité et les corrélations de croissance entre bourgeons chez la vigne *(Vitis vinifera)*. *Thèse*, Dijon.

BLIGH (E.G.) et DYER (W.J.), 1959 - A rapid method of total lipid extraction and purification. *Cand. J. Biochem. Physiol.*, *37*, 911-917.

BOUARD (J.), 1960 - Recherches sur l'aoûtement des sarments de la vigne. *Thèse 3ème cycle*, Bordeaux.

BOUARD (J.), 1966 - Recherches physiologiques sur la vigne et en particulier sur l'aoûtement des sarments. *Thèse*, Bordeaux.

BUGNON (F.), 1952 - Recherches sur la ramification des Ampélidacées. *Thèse*, Paris.

BUGNON (F.), BESSIS (R.), 1968 - Biologie de la Vigne. Acquisitions récentes et problèmes actuels. *Masson et Cie éd.*, Paris.

BROWNELL (P.F.), 1965 - Sodium as an essential micronutrien element for a higher plant *(Atriplex vesicaria)*. *Plant. Physiol.*, *40*, 460-468.

BUTTROSE (M.S.), 1969 - The dissolution and reaccumulation of starch granules in grape vine cane. *Aust. J. biol Sci.*, *22*, 1297-1303.

BUVAT (R.), 1952 - Structure, évolution et fonctionnement du méristème apical de quelques dicotylédones. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, *11*, 199-300.

BUVAT (R.), 1968 - Diversité des vacuoles dans les cellules de la racine d'orge *(Hordeum sativum)*. *C.R. Acad Sci.* Paris, *267*, 296-298.

BUVAT (R.), 1969 - La cellule végétale. L'univers des connaissances. *Hachette éd.*, Paris.

CAROLUS (M.), 1970 - Recherches sur l'organogenèse et l'évolution morphologique du bourgeon latent de la vign *(Vitis vinifera* L. var. Merlot). *Thèse 3ème cycle*, Bordeaux.

CEBAN (A.), 1968 - The content and accumulation of nucleic acids in the buds of the overwintering eyes of the vine during different stages of seasonal development. *Fiziol. Rast.* (Moscou), *15*, 329-335.

CHERRAD (M.), ATALAY (D.), ALSAIDI (I.) et BOUARD (J.), 1974 Sur la composition et la teneur en acides gras des racines et des divers constituants des rameaux de *Vitis vinifera* L. var. Ugni blanc avant le début de l'aoûtement. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, *279*, 987-990.

CHERRAD (M.) et BOUARD (J.), 1974 - Les acides gras des feuilles adultes de *Vitis vinifera* L. var. Ugni blanc. *Conn. Vigne vin*, (3), 233-237.

CHERRAD (M.), ATALAY (D.) et BOUARD (J.), 1975 - Les acides gras des organes oppositifoliés de *Vitis vinifera* L. var. Ugni blanc. *Conn. Vigne Vin.*, (1), 17-21.

COULOMB (C.) et BUVAT (R.), 1968 - Processus de dégénérescence cytoplasmique partielle dans les cellules de jeunes racines de *Cucurbita pepo*. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, *267*, 843-844.

COULOMB (P.), 1968 - Sur la présence de structures lamellisées dans les cellules méristématiques du bourgeon de *Solanum tuberosum*. *C.R. Acad. Sci.* Paris, *267*, 1373-1374.

COULOMB (P.), 1971 - Mise en évidence de particules analogues aux lysosomes animaux chez les végétaux : les phytolysosomes. *Thèse*, Marseille.

COULOMB (C.), 1972 - Processus lytiques dans les vacuoles des cellules radiculaires méristématiques de la scorsonère *(Scorzonera hispanica)*. *Thèse doctorat 3ème cycle*. Aix-Marseille II.

COULOMB (P.) et COULOMB (C.), 1972 - Processus d'autophagie cellulaire dans les cellules de méristèmes radiculaires de la courge *(Curcubita pepo* L. cucurbitacée), mise en état d'anoxie. *C.R. Acad. Sci.* Paris, *274*, 214-217.

CRONSHAW (J.) et ESAU (K.), 1968 - Cell division in leaves of *Nicotiana*. *Protoplasma*, *65*, 1-24.

DANGEARD (P.), 1923 - Recherches de biologie cellulaire. Evolution du système vacuolaire chez les végétaux. *Thèse* Paris, et Recherches sur l'appareil vacuolaire dans les végétaux. *Le Botaniste*, 15e série, 267 p., 14 pl.

DANGEARD (P.), 1947 - Cytologie végétale et cytologie générale. *Lechevalier* éd. Paris.

DARNE (G.), 1975 - Recherches sur l'évolution des composés phénoliques totaux et des leucoanthocyanes des sarments de vigne au cours du cycle végétatif et des boutures au cours de la rhizogenèse. *Thèse 3ème cycle*, Bordeaux.

DE DUVE (C.), 1966 - The Lysosome in retrospect. In "Lysosomes in Biology and pathology". DINGLE (J.T.) et HONOR (B.). *Fell. éd.* North. Holland, 3-40.

EYME (J.), 1966 - Infrastructure des cellules nectarigènes de *"Diplotaxis erucoides"* D.C., *"Helleborus niger"* L. et *"H. Foetidus"* L. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, *262*, 1629-1632.

EYME (J.), 1971 - La structure des plastes dans les parenchymes des coupes réceptaculaires florales du pêcher *Prunus persica* chez les variétés à fruits à chair blanche et à chair jaune. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, *272*, 1232-1235.

EYME (J.) et SUIRE (C.), 1971 - Recherches sur l'évolution ultrastructurale des constituants cellulaires durant la sporogenèse des Mousses. *Le Botaniste*, *54*, 109-151.

FALLOT (J.), 1964 - Sur la prolifération des tissus de *Vitis* et d'autres végétaux. Rôle des bourgeons. Action de bactéries. *Thèse*, Toulouse.

GABE (M.), 1968 - Techniques histologiques. *Masson et Cie éd.* Paris.

GIGG (R.) et PAYNE (S.), 1969 - The reaction of glutaraldehyde with tissue lipids. *Chem. Phys. Lipids, 3,* 292-295.

GUNNING (B.E.S.), 1965 - The greening process in plastids. 1 - The structure of the prolamellar body. *Protoplasma* (Wien), *60,* 111-130.

GUNNING (B.E.S.), STEER (M.W.) et COCHRANE (M.P.), 1968 - Occurrence, molecular structure and induced formation of the "stroma centre" in plastids. *J. Cell. Sci., 3,* 445-456.

HACKETT (C.), 1962 - Stimulative effects of aluminium on plant growth. *Nature, 195,* 471-472.

HAWKER (J.S.), BUTTROSE (M.S.), SOEFFKY (A.) et POSSINGHAM (J.V.), 1972 - A simple method for demonstrating macroscopically the location of polyphenolic compounds in grape berries. *Vitis, 11,* 189-192.

HODGE (A.J.), McLEAN (J.D.) et MERCER (F.V.), 1956 - A possible mechanism for the morphogenesis of lamellar systems in plant. *Cells. J. biophys. biochem. Cytol. 2,* 597-608.

HUGLIN (P.), 1958 - Recherches sur les bourgeons de la vigne. Initiation florale et développement végétatif. *Thèse,* Strasbourg.

JAMES (A.T.) et MARTIN (A.J.P.), 1956 - Gas Liquid chromatography. The separation and identification of the methyl esters of saturated and unsaturated acids from formic acid to n-octadecanoic acid. *Biochem. J., 63,* 144-152.

JENSEN (W.A.), 1962 - Botanical Histochemistry. Principles and practice. *W.H. Freeman and Co.,* San Francisco and London.

KONDO (I.N.), 1955 - La dormance des bourgeons de la vigne. *Dolk. Akad. Nauk.* S.S.S.R., *102*, 633-636.

LEDBETTER (M.C.) et PORTER (K.R.), 1963 - A "Microtubule" in plant cell fine structure. *J. cell. Biol.*, *19*, 239-250.

LEDBETTER (M.C.) et PORTER (K.R.), 1964 - Morphology of microtubules of plant cells. *Science*, *144*, 872-874.

LEVITT (L.S.), 1954 - The role of magnesium in photosynthesis. *Science*, *120*, 33-35.

LICHTENTHALER (H.K.O.), 1966 - Plastoglobuli und plastidenstruktur. *Ber. dtsch. bot. Ges.*, *79*, 82-88.

LISON (L.), 1960 - Histochimie et cytochimie animales. Principes et méthodes. Vol. I et II, 3ème éd. *Gauthier-Villars*, Paris.

MADHAVA (R.V.N.), SRINIVASAN (C.), 1971 - Nucleic acid composition in the developing buds and petioles of grapes. *Vitis*, *10*, 210-214.

MARCHANT (R.) et ROBARDS (A.W.), 1968 - Membrane systems associated with the plasmalemma in plant cells. *Ann. Bot.*, *32*, 457-471.

MARTY (F.), 1973 a - Mise en évidence d'un appareil provacuolaire et de son rôle dans l'autophagie cellulaire et l'origine des vacuoles. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, *276*, 1549-1552.

MARTY (F.), 1973 b - Observation au microscope électronique à haute tension (3 Mev) de cellules végétales en coupes épaisses de 1 à 5 µ. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, *277*, 2681-2684.

MARTY (F.), 1974 - Vacuome et sécrétion intracellulaire. *Thèse*, Aix-Marseille II.

MARTY (F.), 1975 - Reconstitution dynamique tridimensionnelle de la formation des enveloppes lysosomales de séquestration au cours du phénomène d'autophagie cellulaire chez *Euphorbia characias*. *J. Microscopie Biol. cell.*, *23*, 61 a, Colloque de Montréal-Québec.

MASQUELIER (S.), VITTE (G.) et ORTEGA (M.), 1959 - Dosage colorimétrique des Leucoanthocyannes dans les vins rouges. *Bull. Soc. Pharm. Bordeaux*, *98*, 145-148.

MATILE (P.) et MOORE (H.), 1968 - Vacuolisation : origine and development of the lysosomal apparatus in root tip cells. *Planta*, *80*, 159-175.

MAZLIAK (P.), 1968 - Métabolisme des lipides dans les plantes supérieures. *Masson et Cie.éd.* Paris.

MAZLIAK (P.), 1973 - Lipid metabolism in plants. *Ann. Rev. plant physiol. 24*, 287-310.

MENKE (W.), 1961 - Über die chloroplasten von *Anthoceros punctatus*. *Z. Naturforsch*, 16 b, 334-336.

MESQUITA (J.F.), 1970 - Etude ultrastructurale des vésicules associées aux parois cellulaires dans les racines de l'*Allium cepa* L. et du *Lupinus albus* L. (vésicules plasmalemmiques et plasmalemmasomes). *Rev. cytol. Biol. végét.*, *33*, 235-264.

MESQUITA (J.F.), 1972 - Ultrastructure de formations comparables aux vacuoles autophagiques dans les cellules des racines de l'*Allium cepa* L. et du *Lupinus albus* L. *Cytologia, 37*, 95-110.

METCALFE (L.D.), SCHMITZ (A.A.) et PELKA (S.R.), 1966 - Rapid preparation of fatty acids esters from lipids for gas chromatographic analysis. *Anal. chem., 38*, 514-515.

MÜHLETHALER (K.), 1971 - The ultrastructure of plastids. *In :* Structure and function of chloroplasts. Edited by GIBBS (M.), 7-34. *Springer-Verlag* Berlin, Heidelberg, New York.

NIGOND (J.), 1961 - Contribution à l'étude de la dormance dans la vigne sous le climat du Languedoc. *Thèse 3ème cycle*, Paris.

NIGOND (J.), 1966 - Recherches sur la dormance des bourgeons de la vigne. *Thèse*, Paris.

NOUGAREDE (A.), 1965 - Organisation et fonctionnement du méristème apical des végétaux vasculaires. *In :* Travaux dédiés à Lucien PLANTEFOL, 171-340, *Masson et Cie*, éd., Paris.

PEARSE (A.G.V.), 1968 - Histochemistry, theoretical and applied. Vol. I. Third ed. *J. and A. Churchill Ltd*, London.

PICKETT-HEAPS (J.D.) et NORTHCOTE (D.H.), 1966 a - Organization of microtubules and endoplasmic reticulum during mitosis and cytokinesis in wheat meristems. *J. Cell Sci., 1*, 109-120.

PICKETT-HEAPS (J.D.) et NORTHCOTE (D.H.), 1966 b - Cell division in the formation of the stomatal complex of the young leaves of wheat. *J. cell. Sci., 1*, 121-128.

PINTA (M.), 1971 - Spectrométrie d'absorption atomique. Applications à l'analyse chimique. Tomes 1 et 2, *Masson et Cie éd.*, Paris.

POUGET (R.), 1963 - Recherches physiologiques sur le repos végétatif de la vigne (*Vitis vinifera L.*). La dormance des bourgeons et le mécanisme de sa disparition. *Thèse*, Bordeaux.

POUGET (R.), 1972 - Considérations générales sur le rythme végétatif et la dormance des bourgeons de la vigne. *Vitis*, *11*, 198-217.

POUX (N.), 1971 - Recherches cytochimiques au niveau des ultrastructures végétales. *Thèse*, Paris.

POUX (N.), 1973 - Observations en microscopie électronique de cellules végétales imprégnées par l'osmium. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, *276*, 2163-2166.

REYNOLDS (E.S.), 1963 - The use of lead citrate at high pH as an electronopaque stain in electron microscopy. *J. Cell Biol.*, *17*, 208-212.

RIBEREAU-GAYON (P.), 1968 - Les composés phénoliques des végétaux. *Dunod éd.*, Paris.

SUIRE (C.), 1970 - Recherches cytologiques sur deux Hépatiques : *Pellia epiphylla* (L.) *Corda* (Metzgériale) et *Radula complanata* (L.) Dum. (Jungermanniale). Ergastome, sporogenèse et spermatogenèse. *Thèse*, Bordeaux.

VINCENT (W.S.), 1955 - Structure and chemistry of nucleoli. *Rev. Cytol.*, *4*, 269-298.

WEIER (T.E.), STOCKING (C.R.), BRACKER (C.E.) et RISLEY (E.B.), 1965 - The structural relationschips of the internal membrane system of in situ and isolated chloroplaste of *Hordeum vulgare*. *Amer. J. Bot. 52*, 339-352.

WETTSTEIN (D.V.), 1957 - Chlorophyll-letale und der submikroskopische Formwechsel der plastiden. *Exp. Cell Res., 12*, 427-506.

OoO

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION : 1

HISTORIQUE : 7

PREMIERE PARTIE : RECHERCHES PHYSIOLOGIQUES SUR L'OEIL LATENT

MATERIEL : 17

METHODES : 19

CHAPITRE I : Variations du contenu en acides gras des bourgeons latents au cours de leur cycle végétatif : 33

I - Variations de la teneur en acides gras : 34

II - Variations des proportions relatives des acides gras : 42

CHAPITRE II : Variations de la teneur en composés phénoliques totaux et en leuco-anthocyanes des bourgeons latents au cours de leur cycle végétatif : 47

I - Variations des composés phénoliques totaux : 48

II - Variations des tanins leucoanthocyaniques : 51

CHAPITRE III : Variations de la teneur en azote et en éléments minéraux des bourgeons latents au cours de leur cycle végétatif : 53

I - Variations de la teneur en azote total : 53

II - Variations de la teneur en cendres : 54

III - Variations de la teneur en éléments majeurs (P, K, Na, Ca, Mg) : 56

IV - Variations de la teneur en oligo-éléments (Fe, Mn, Zn, Cu, Al) : 63

CHAPITRE IV : Considérations générales : 69

DEUXIEME PARTIE : RECHERCHES HISTOLOGIQUES ET CYTOLOGIQUES SUR LE BOURGEON PRINCIPAL DE L'OEIL LATENT

MATERIEL : 87

METHODES : 89

CHAPITRE I : Etude histologique du bourgeon principal de l'oeil latent : 99

I - Transformations des bourgeons au cours du cycle végétatif : 99

II - Différenciation cellulaire : 101

III - Evolution de quelques composés au niveau des tissus de l'apex : 102

CHAPITRE II : Etude cytologique (infrastructure)
du bourgeon principal de l'oeil latent : 109

I - Le plastidome et les inclusions plastidiales : 113

II - Le vacuome et les inclusions vacuolaires : 120

III - Les autres constituants cellulaires : 124

1 - Hyaloplasme : 124
2 - Noyau : 124
3 - Ribosomes : 126
4 - Oléosomes : 126
5 - Chondriome : 127
6 - Appareil de Golgi : 128
7 - Réticulum endoplasmique : 128
8 - Plasmalemme et plasmalemmasomes : 130
9 - Système microtubulaire intracytoplasmique : 131
10 - Paroi cellulaire et plasmodesmes : 132

CHAPITRE III : Considérations générales : 135

CONCLUSION GENERALE : 143

BIBLIOGRAPHIE : 147

TABLE DES MATIERES : 159

oOo

PLANCHES

A - Localisation des coupes

Toutes les électromicrographies présentées ont été obtenues à partir de coupes longitudinales médianes (ou légèrement obliques) de l'apex du bourgeon principal du 5ème bourgeon latent compté à partir de la base de chaque rameau.

B - Terminologie

Nous rappelons ici la signification des termes employés dans la reconnaissance des différentes étapes mises en évidence, au cours de l'évolution du *bourgeon latent* sur la base de critères cytologiques et leur correspondance avec les phases définies au moyen de critères physiologiques par POUGET en 1963.

a) Période organogène

1 - La première étape débute au printemps, lors de la formation des bourgeons latents sur le sarment et se termine au moment où ces bourgeons ont atteint le niveau d'organisation qui les rend aptes à débourrer lorsqu'ils sont placés dans ces conditions favorables (cette première étape précède la phase de pré-dormance).

2 - La deuxième étape correspond à la phase de pré-dormance.

b) Période non organogène

1 - La première étape groupe les phases d'entrée en dormance et de dormance.

2 - La deuxième étape englobe les phases de levée de dormance et de post-dormance.

3 - La troisième étape correspond à la phase de pré-débourrement.

C - Abréviations communes aux planches 1 et 2

A = apex du bourgeon principal
BA = bourgeon axillaire
E = écaille
G = grappe
p.i. = primordium inflorescentiel

D - Abréviations communes aux autres planches

a = amidon
cp = centroplaste
G = dictyosome
m = mitochondrie
n = nucléole
N = noyau
ol = oléosome
P = plaste
P = paroi cellulaire
pg = plastoglobule
plo = plasmalemmasome

re = réticulum endoplasmique

T = précipités tanniques

th = thylakoïdes

v ou
V = vacuoles

X = pseudocristal protéique

oOo

Planche 1

Fig. 1 - 12-VI-1973 - Période organogène (fin de la première étape.

Initiation du premier primordium inflorescentiel (P.I. 1). Coupe longitudinale axiale du bourgeon principal de l'oeil latent. Fixation glutaraldéhyde - osmium ; inclusion Epon : coupe à 1,5 µ avec couteau de verre ; coloration violet de gentiane (solution aqueuse 1 %). G = x 56.

Fig. 2 - 18-VI-1973 - Période organogène (début de la seconde étape).

Initiation du cinquième primordium foliaire. Coupe longitudinale non axiale de la région apicale du bourgeon principal. Fixation glutaraldéhyde-osmium ; inclusion Epon : coupe à 1,5 µ avec couteau de verre. Pas de coloration. G = x 340.

Noter la répartition des cellules tannifères, dont les précipités vacuolaires sont fortement contrastés par l'osmium.

Fig. 3 - 13-VII-1973 - Période organogène (seconde étape).

Coupe longitudinale du bourgeon principal, région profonde située au niveau de l'insertion de la quatrième ébauche foliaire (P F 4). Fixation glutaraldéhyde-osmium ; inclusion Epon : coupe à 1,5 avec couteau de verre ; coloration violet de gentiane (solution aqueuse 1 %). G = x 700.

Noter la répartition des cellules tannifères groupées en courtes files longitudinales.

f.l.l. : faisceau libéro-ligneux de la quatrième ébauche foliaire

f.p.c. : faisceau conducteur procambial, périphérique.

oOo

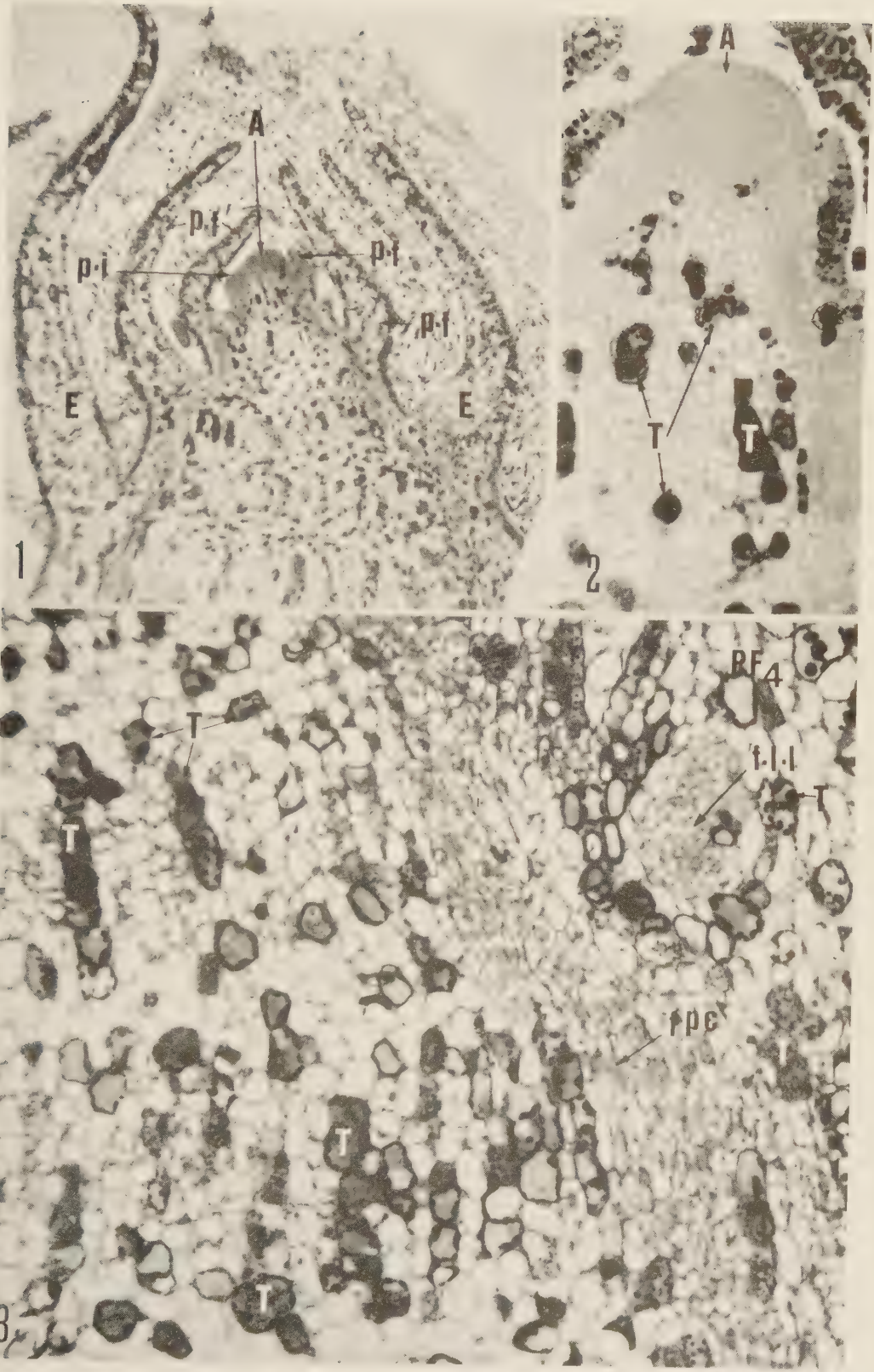

A
p.i
p.i
p.i
p.i
E
E
1
A
T
T
2
T
T
T
T
T
RF4
t.l.l
T
ppc
3

Planche 2

Fig. 1 - 2-VIII-1973 - Période non organogène (début de la première étape).

Coupe longitudinale axiale du bourgeon principal de l'oeil latent.

Fixation glutaraldéhyde-osmium : inclusion paraffine : coupe à 4 µ ; coloration hémotoxyline ferrique. G = x 35.

Fig. 2 - 26-XII-1973 - Période non organogène (fin de la première étape).

Coupe longitudinale axiale du bourgeon principal de l'oeil latent.

Même technique que pour la Fig. 1. G = x 35.

Le nombre des ébauches constituant le bourgeon est le même qu'à la fin de la période organogène (fig. 1) : il y a donc bien arrêt de l'organogenèse.

Fig. 3 - 19-VII-1973 - Période organogène (deuxième étape).

Coupe longitudinale axiale du bourgeon principal de l'oeil latent, région profonde.

Fixation glutaraldéhyde-osmium ; inclusion Epon ; coupe à 1,5 µ ; coloration violet de gentiane (solution aqueuse 1 %). G = x 1 100.

Noter la répartition des cellules tannifères dans le parenchyme médullaire du bourgeon.

oOo

Pf
A
G
BA
E
1

Pf
A
G
BA
E
2

T
3

Planche 3

14-V-1973 - Période organogène (première étape).

Région axiale de 1'apex, 2e et 3e couches sous le dôme apical. G = x 11 000.

Indifférenciation maximale : proplastes (p) dépourvus d'amidon, difficiles à distinguer des mitochondries. Nombreuses vacuoles sphériques probablement assimilables à des lysosomes primaires.

oOo

ol
n
N
v
v
G
p
m
N
v
v
ol
G

Planche 4

14-V-1973 - Période organogène (première étape).

Région latérale du méristème apical, couches externes proches de l'épiderme.

Fig. 1 - G = x 24 000

plo : selon toute vraisemblance, coupe dans un plasmalemmasome ne passant pas par le plasmalemme. Organite en cours d'englobement par une vacuole.

Fig. 2 - G = x 100 000

Vacuole avec précipités, vraisemblablement assimilable à un lysosome primaire, au sens de P. COULOMB (1971). Voir également les fig. 1 des pl. 14, 19 et 21.

Fig. 3 - G = x 68 000

Psudocristal protéique dans un diverticule du réticulum endoplasmique dont l'isolement apparent de ce système n'est probablement lié qu'à l'orientation du plan de la coupe.

oOo

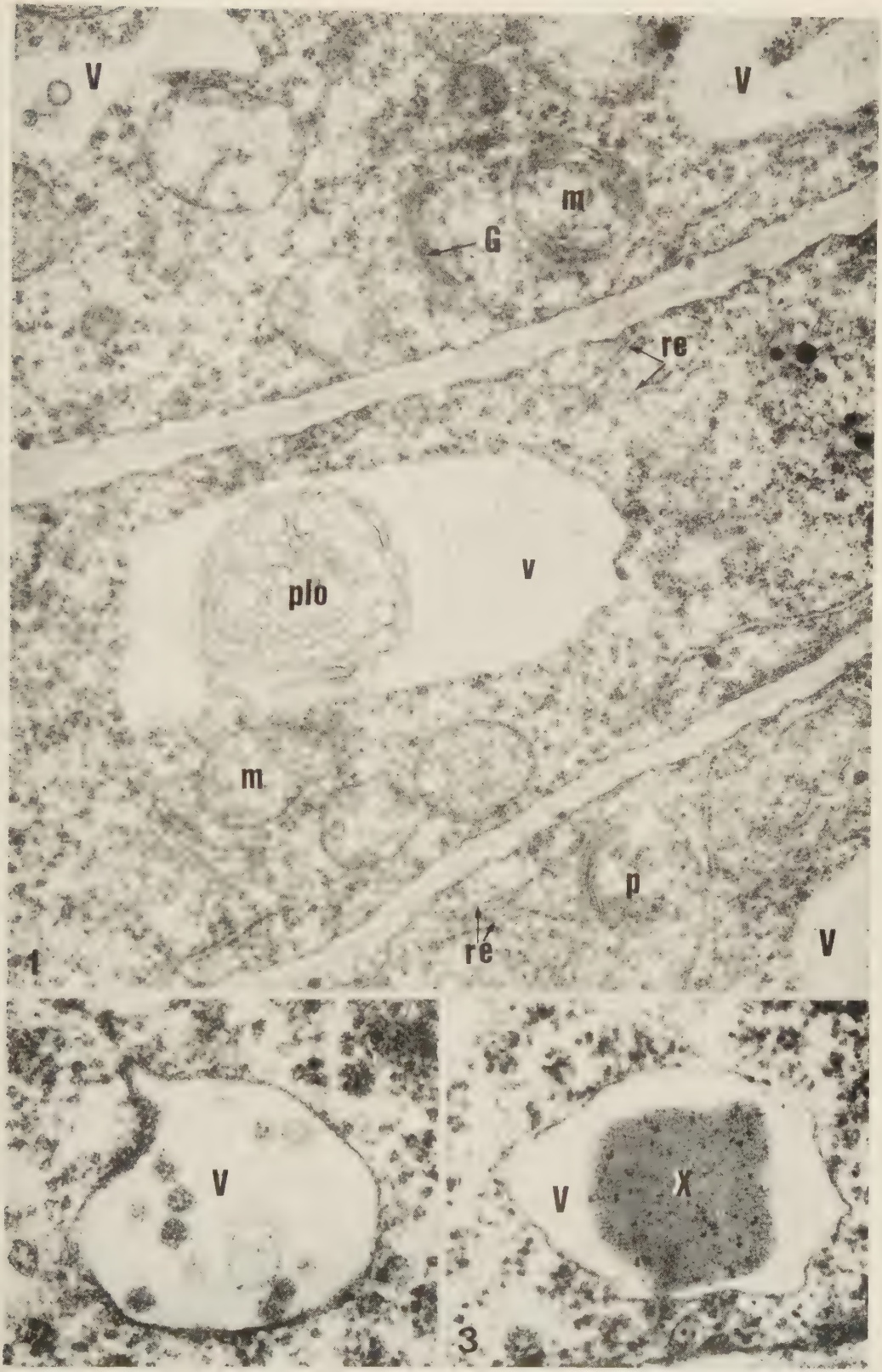

V
V
m
G
re
plo
v
m
p
re
V
1
V
V
X
3

Planche 5

14-V-1973 - Période organogène (première étape).

Région axiale de la partie moyenne de l'apex. Fig. 1 et 2 - G = x 20 000.

Début de différenciation (comparer avec la planche 3) : plastes amylifères à stroma dense, vacuoles plus volumineuses.

oOo

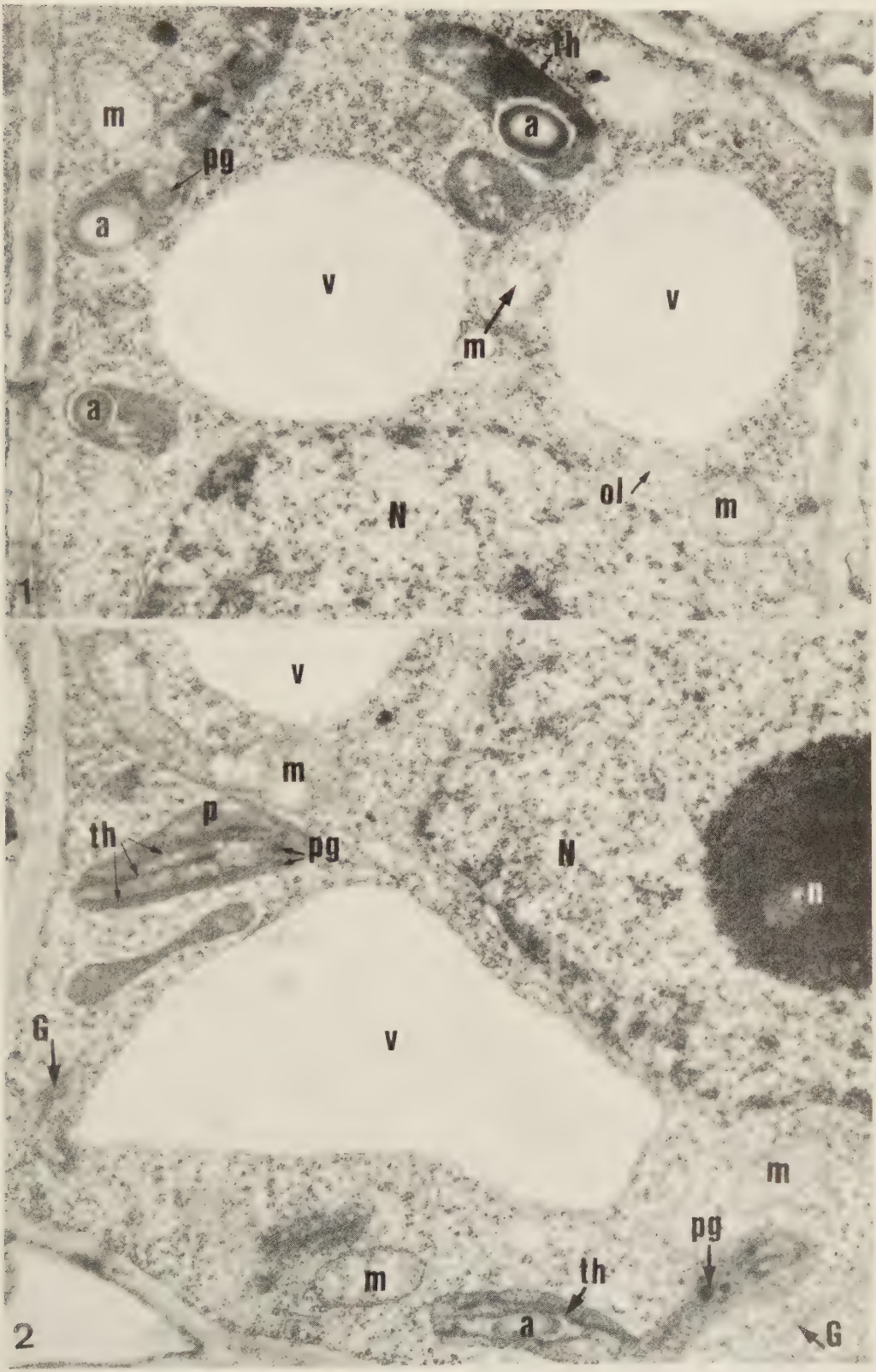

th
m
a
pg
a
v
v
m
a
N
ol
m
1
v
m
p
th
pg
N
n
G
v
m
pg
m
th
a
G
2

Planche 6

14-V-1973 - Période organogène (première étape).

Méristème médullaire de la région moyenne de l'apex. G = x 8 500.

Différenciation plus poussée que dans le dôme apical (comparer avec les pl. 3, 4 et 7 par ex.). Volumineuses vacuoles avec précipités osmiophiles assimilés à des tanin Plastes amylifères à stroma dense, étirés et polymorphes. Nombreux aspects de fusion entre vacuoles et de lyse intra vacuolaire.

oOo

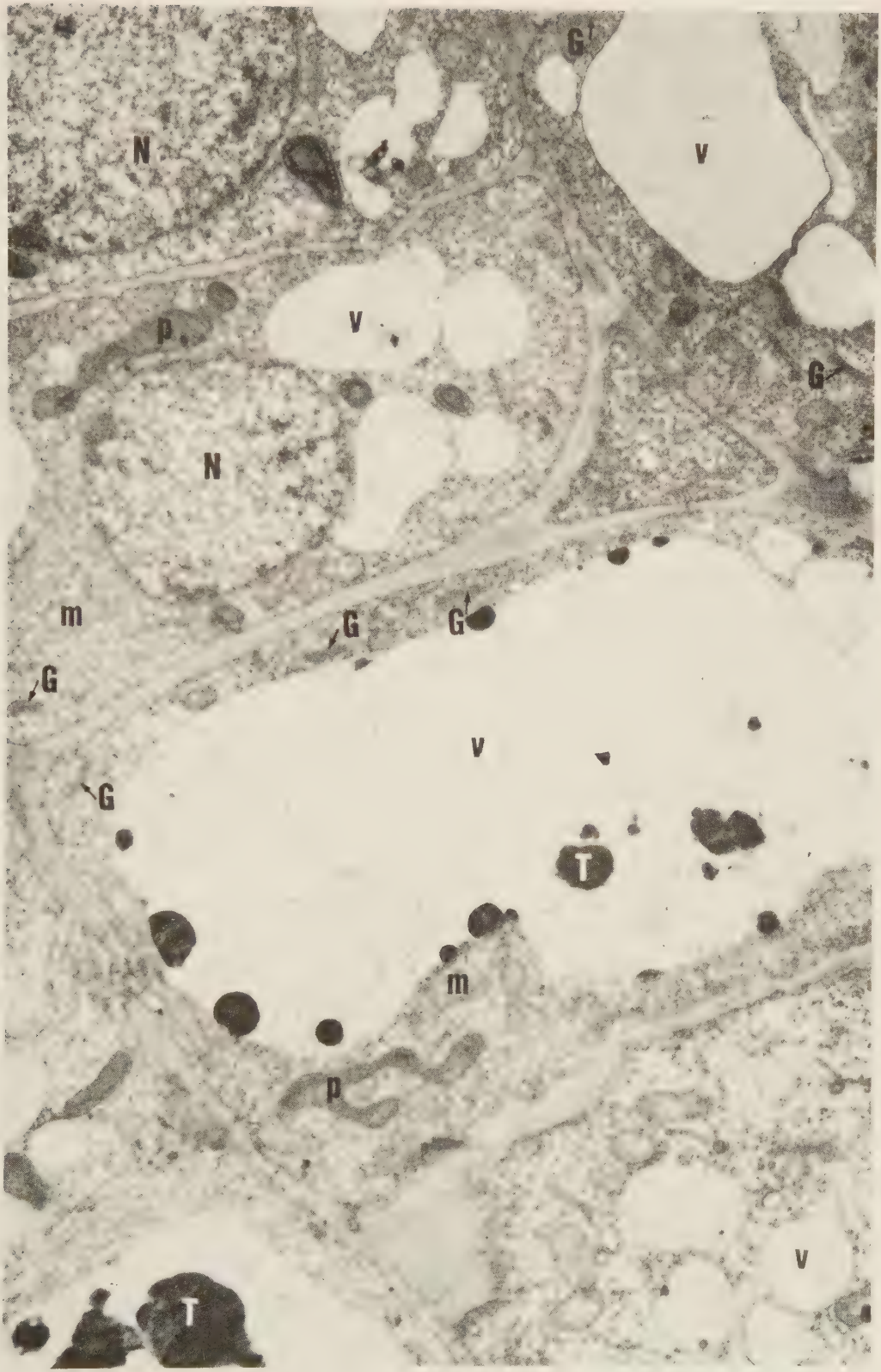

N
G
v
p
v
G
N
m
G
G
G
v
G
T
m
p
v
T

Planche 7

Période organogène (première étape). Régions indifférenciées de la périphérie du dôme apical.

Fig. 1 - 14-V-1973 - G = x 7 000

Indifférenciation maximale. Les proplastes sont à ce stade difficiles à distinguer des mitochondries (cf. pl. 1).

Fig. 2 - 28-V-1973 - G = x 11 000

Remarquer l'abondance des plasmodesmes dans l'une des parois cellulaires (flèches).

oOo

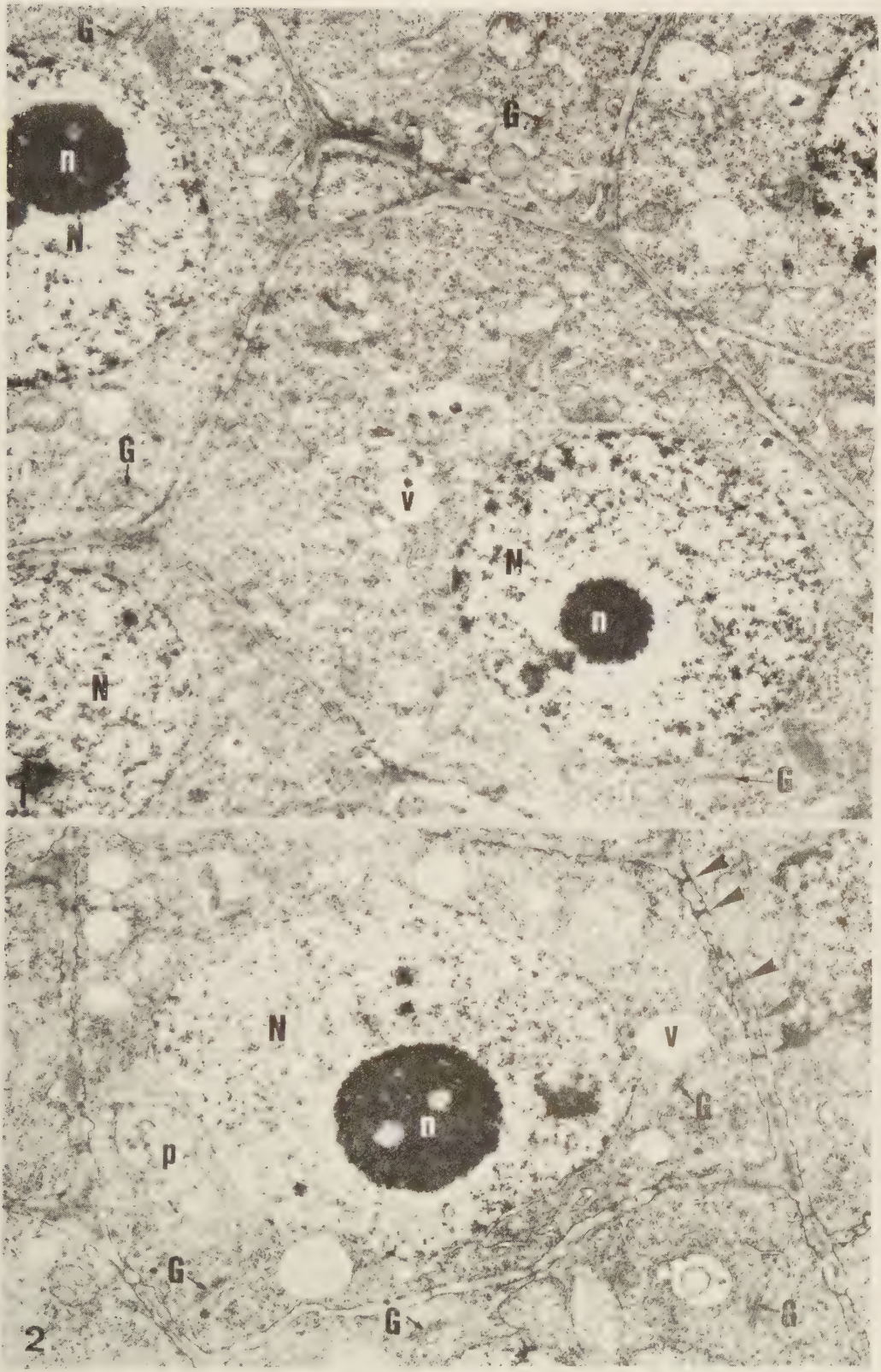

G
n
N
G
G
V
N
n
N
G
N
V
n
G
p
G
G
G
2

Planche 8

28-V-1973 - Période organogène (première étape).

Région indifférenciée du sommet de l'apex. G = x 15 000

Mitochondries de diamètre important (environ 0,8 µ) à matrice claire et crêtes peu nombreuses. La coupe longitudinale d'un fragment témoigne de la longueur importante de ces organites. Proplastes à stroma clair et système lamellaire peu développé. La plupart des travées du réticulum endoplasmique sont tapissées de ribosomes.

Flèche : travée de r.e. aboutissant au voisinage d'un plasmodesme.

oOo

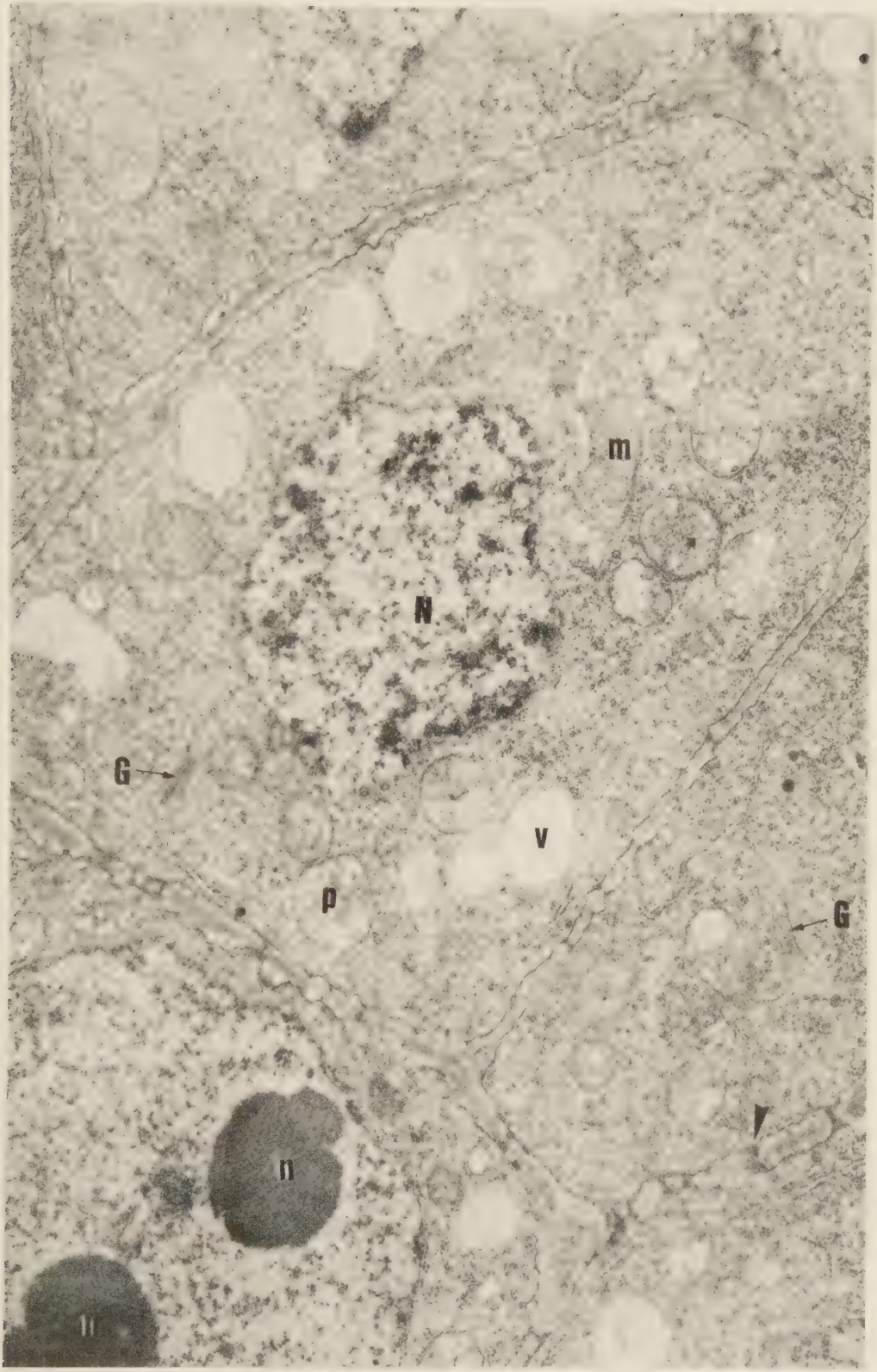

m
N
G
v
p
G
n
n

Planche 9

28-V-1973 - Période organogène (première étape.

Région indifférenciée du sommet de l'apex. G = x 11 000.

Formation fréquente de plasmalemmasomes (plo) au voisinage des sommets du volume cellulaire (comparer avev fig. 1, pl. 4). Plastes à saccules d'extension réduite et globules osmiophiles de petite taille. Aspects de lyse dans de nombreuses vacuoles. pv : profil d'aspect analogue à une provacuole, an sens de MARTY (1971). ns : profil évoluant en nappe de séquestration.

oOo

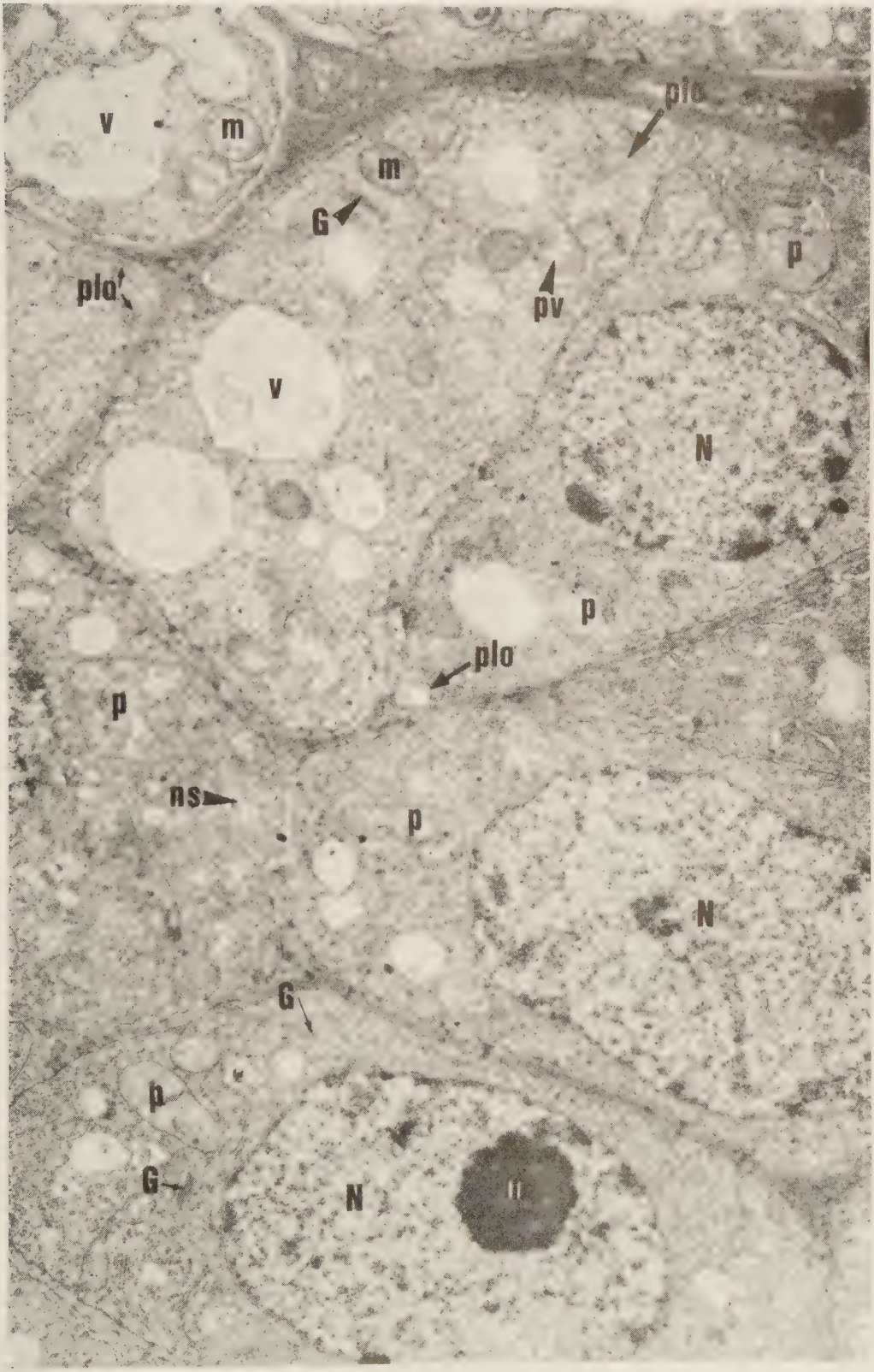

v
m
m
G
plo
plo
pv
p
v
N
p
plo
p
ns
p
N
G
p
G
N
n

Planche 10

28-V-1973 - Période organogène (première étape).

Fig. 1 - Région médiane d'une ébauche foliaire. G = x 10 000

L'une des cellules est dans un état de dégénérescence accentuée.

Fig. 2 - Parenchyme médian de l'ébauche foliaire basale du bourgeon principal. G = x 10 000.

Toutes les cellules sont dégénérées.

Dans les deux figures, remarquer l'importante auréole délimitée par la chromatine autour de chaque nucléole dans les cellules en dégénérescence. Il y a typiquement deux nucléoles par noyau (fig. 2).

oOo

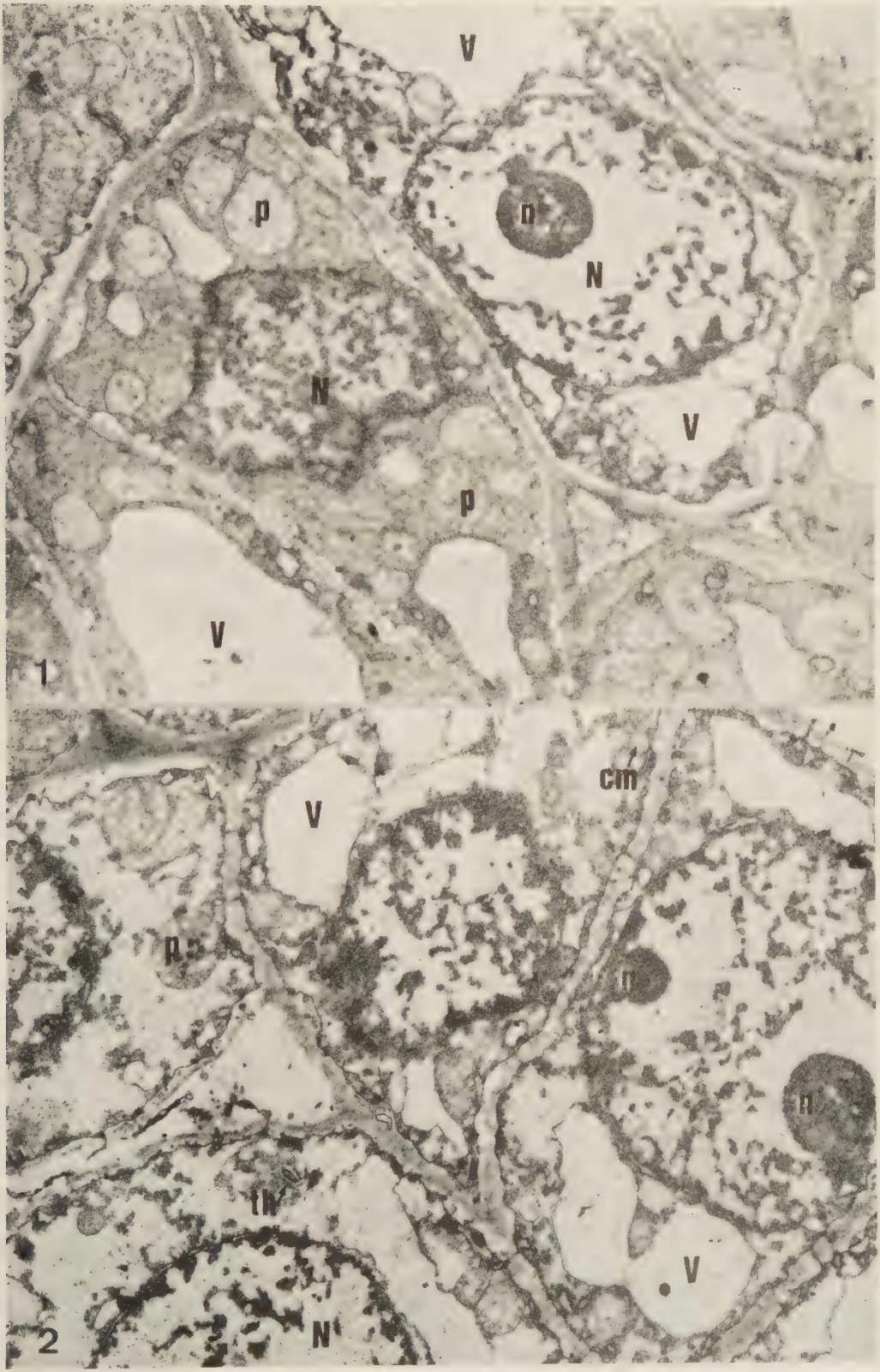

V
p
n
N
N
V
p
V
1
V
cm
p
n
n
th
V
N
2

Planche 11

Fig. 1, 2, 3 - 28-V-1973 ; Fig. 4 et 5 - 12-VI-1973 - Période organogène (première étape).
Fig. 6 et 7 - 15-X-1973 - Période non organogène (première étape).
Fig. 1 - Zone latérale de l'apex à l'aisselle d'un primordium foliaire. G = x 40 000.

p : proplaste à système lamellaire rudimentaire.

v : vacuole assimilable à un lysosome secondaire avec territoire cytoplasmique inclus en cours de lyse.

Abouchement d'une travée de réticulum endoplasmique à la paroi externe de l'enveloppe nucléaire.

Fig. 2 - Zone latérale de l'apex à l'aisselle d'un primordium foliaire. G = x 28 000.

Proplaste au cours de bipartition. Remarquer l'absence d'amidon et le faible développement du système lamellaire, rudimentaire à ce stade (flèche).

Fig. 3 - Région moyenne d'une ébauche foliaire. G = x 27 000.

Plaste en cours de bipartition. Noter les différences avec le proplaste de la fig. 2 : système lamellaire peu élaboré avec début d'édification de granums, présence de plastoglobules (pg.). Absence d'amidon.

Fig. 4 - Primordium foliaire. G = x 23 000.

Plaste à système lamellaire rudimentaire et petites inclusions amylacées.

Fig. 5 - Zone axiale profonde de l'apex. G = x 30 000.

Amylochloroplaste avec granums, plastoglobules et grains d'amidon. Ces derniers ont une densité aux électrons caractéristique des phases de synthèse. Le stroma plastidial est plus dense (fin de la phase) que dans les clichés 1, 2 et 3 (début de cette même phase).

Fig. 6 et 7 - Proméristème médullaire, zone profonde de l'apex. G = x 35 000.

Plastes avec plastoglobules, volumineuses inclusions amylacées et centroplaste (cp) en relation avec les thylakoïdes granaires les plus développés. La densité aux électrons du contenu des tubules du centroplaste et des thylakoïdes est identique à celle des plastoglobules.

oOo

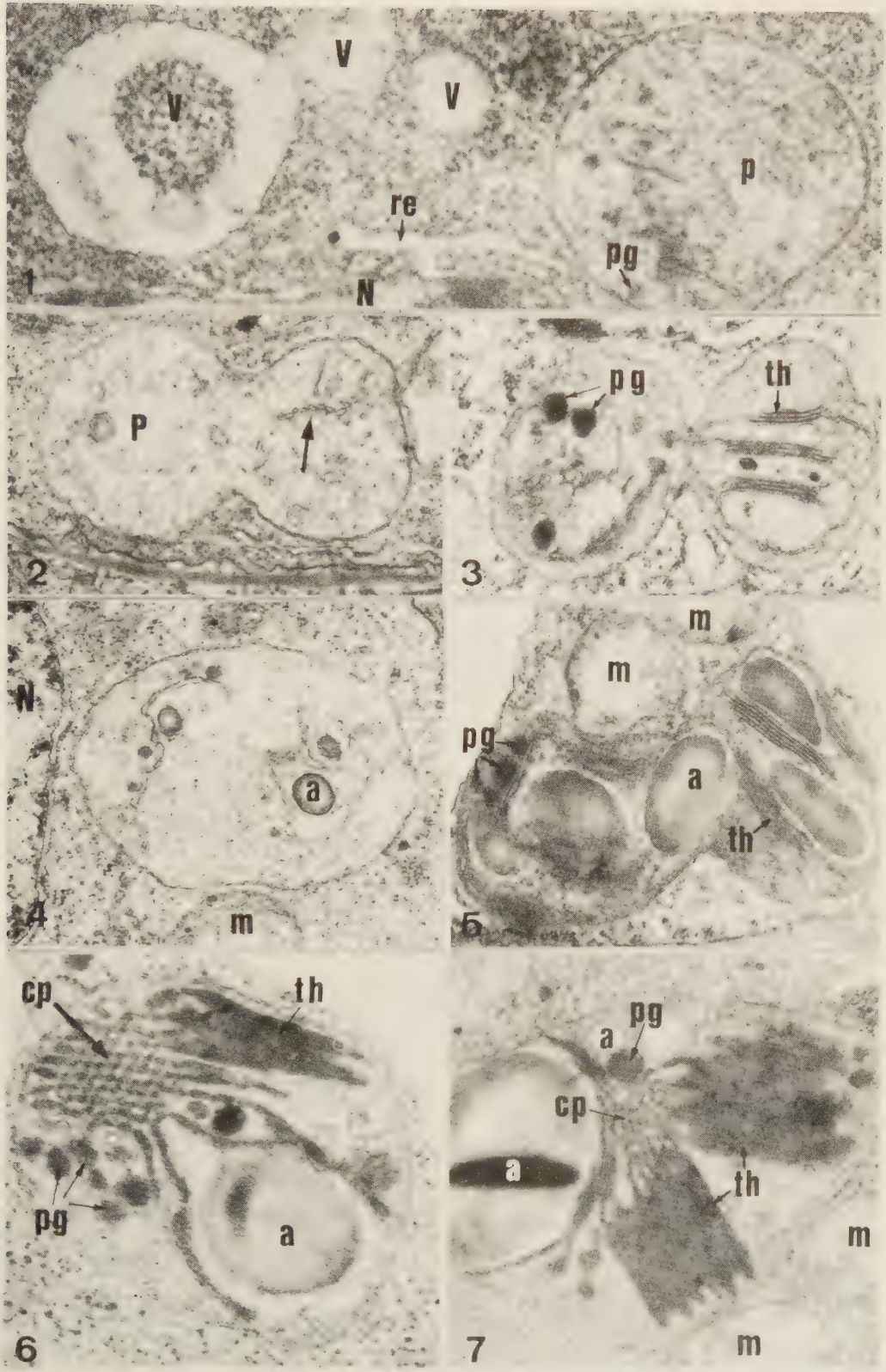

V
V
V
re
p
pg
N
1
P
2
pg
th
3
N
a
4
m
m
m
pg
a
th
5
cp
th
pg
a
6
a
pg
cp
a
th
m
7
m

Planche 12

Fig. 1 et 3 - 12-VI-1973 - Période organogène (première étape).

Fig. 4 et 5 - 19-VII-1973 ; Fig. 2 - 26-VII-1973 - Période organogène (deuxième étape).

Fig. 1 - Zone subapicale. G = x 39 000.

Plaste à contour irrégulier, polymorphe, et système lamellaire rudimentaire (comparer avec fig. 3 et 5, pl. 11). Tubules de la bande préprophasique (flèches) vus en coupe longitudinale (comparer avec fig. 1, pl. 4 et fig. 3 et 4, pl. 12). plo : coupe oblique d'un plasmalemmasome ne passant pas par le plasmalemme (voir également fig. 1, pl. 4).

Fig. 2 - Région moyenne de l'apex. G = x 42 000.

Noter les rapports de proximité entre une région réticulaire dégranulisée dilatée en "citerne" (c) et une vacuole.

Fig. 3 - Région subapicale, G = x 14 000 et Fig. 4 - id., G = x 31 000.

plo : lomosomes ou plasmalemmasomes en cours d'englobement par une vacuole (voir également fig. 1, pl. 2).

Fig. 5 - Cellule criblée du phloème d'une feuille primordiale de la base du bourgeon principal. G = x 46 000.

Plastes en voie de dégénérescence, plaqués contre la paroi nacrée. L'un d'eux contient un pseudocristal protéique (x). Travées ergastoplasmiques d'aspect typique (flèches).

oOo

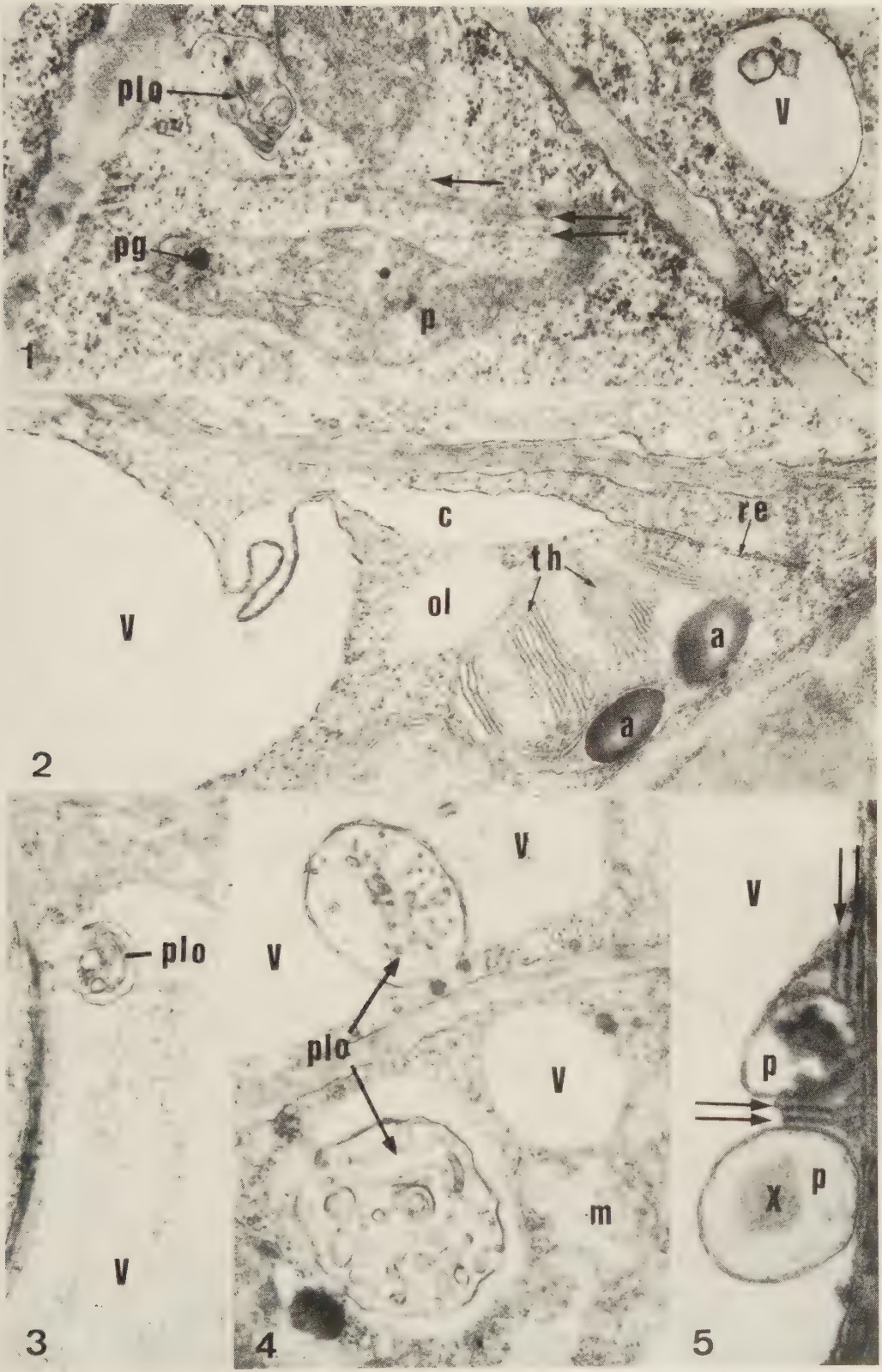

plo
V
pg
p
1
c
re
th
ol
V
a
a
2
V
plo
V
V
plo
V
m
V
3
4
V
p
p
X
5

Planche 13

Fig.1 - 12-VI-1973 - Période organogène (première étape).
Région médullaire profonde de l'apex. G = x 23 000.
Contact entre les deux types cellulaires typiques du parenchyme médullaire de l'axe ou du parenchyme médian des feuilles primordiales.

- des cellules pourvues de vacuoles à contenu transparent aux électrons et tonoplaste normal (v_1) ou épaissi (v_2). Dans la région soulignée par une accolade, des unités granulaires fortement osmiophiles apparaissent distinctement apposées à la face interne du tonoplaste. Le cytoplasme est clair, riche en travées de réticulum généralement "lisse". De nombreux ribosomes sont groupés en unités distinctes, vraisemblablement fonctionnelles, de 5 (cercle) ou de 6, ou bien alignés en courtes chaînes. Les dictyosomes sont nombreux, parfois grillagés, mais semblent peu actifs ; ils donnent naissance à des vésicules le plus souvent claires (flèche).

- des cellules pourvues de vacuoles contenant des précipités osmiophiles (v_3), limité par un tonoplaste non épaissi parfaitement distinct (sur l'original). Le cytoplasme est dense aux électrons, riche en ribosomes généralement dispersés sans ordre apparent.

Fig. 2 - 2-VIII-1973 - Période non organogène (première étape.
Zone axiale subapicale. G = x 130 000.
Le tonoplaste de la vacuole v_2 apparaît épaissi par suite du dépôt contre sa face interne d'un matériel osmiophile, vraisemblablement enzymatique. P : paroi cellulaire. pl : plasmalemme.

Fig. 3 - 18-VI-1973 - Période organogène (seconde étape).
Région médullaire profonde de l'apex. G = x 7 000.
Cellules à vacuoles de type v_2 et cellules à vacuoles de type v_3.

oOo

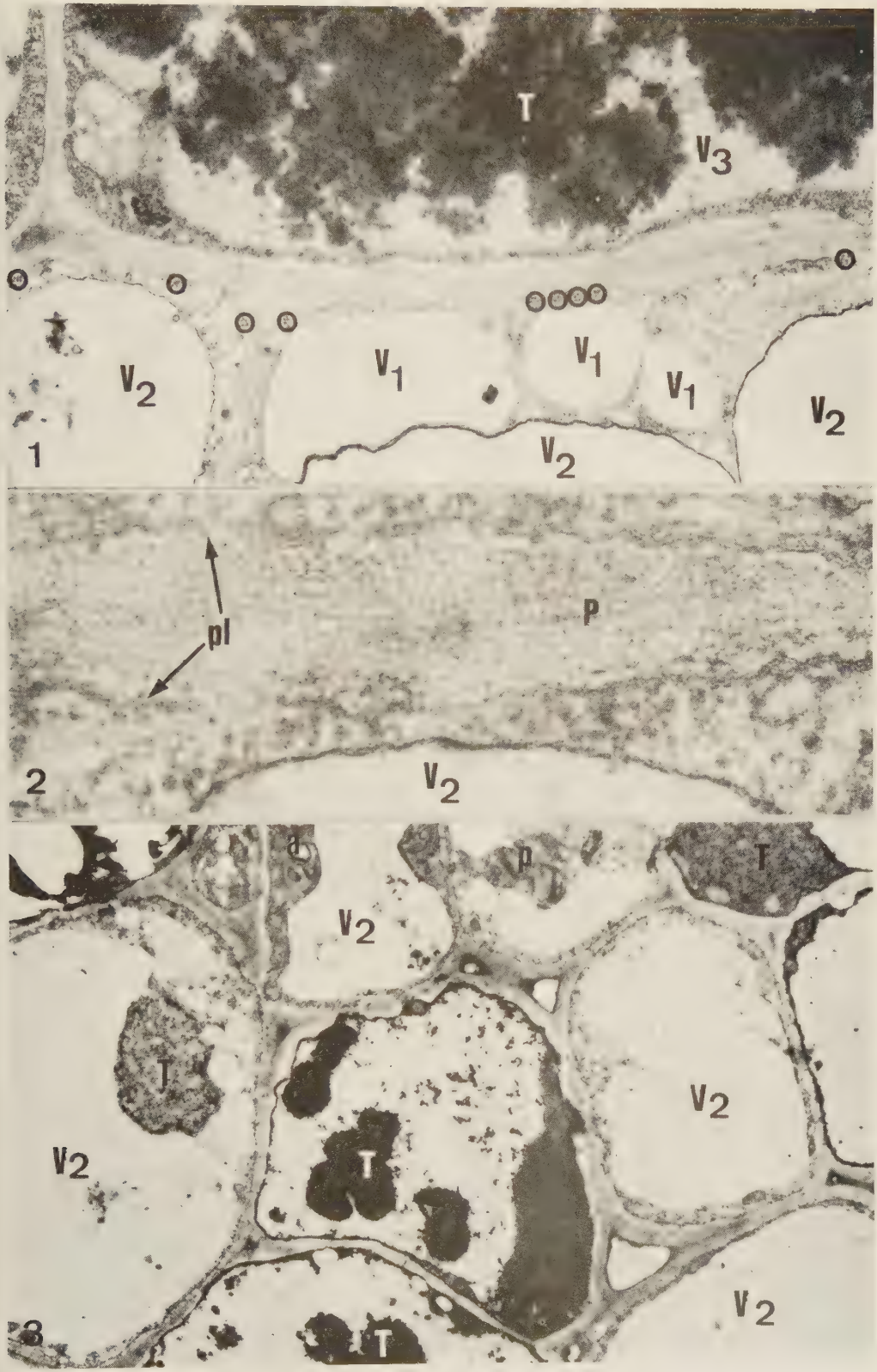

T
V3
V2
V1
V1
V1
V2
V2
1
pl
P
V2
2
T
V2
T
V2
T
V2
V2
T
3

Planche 14

12-VI-1973 - Période organogène (première étape).

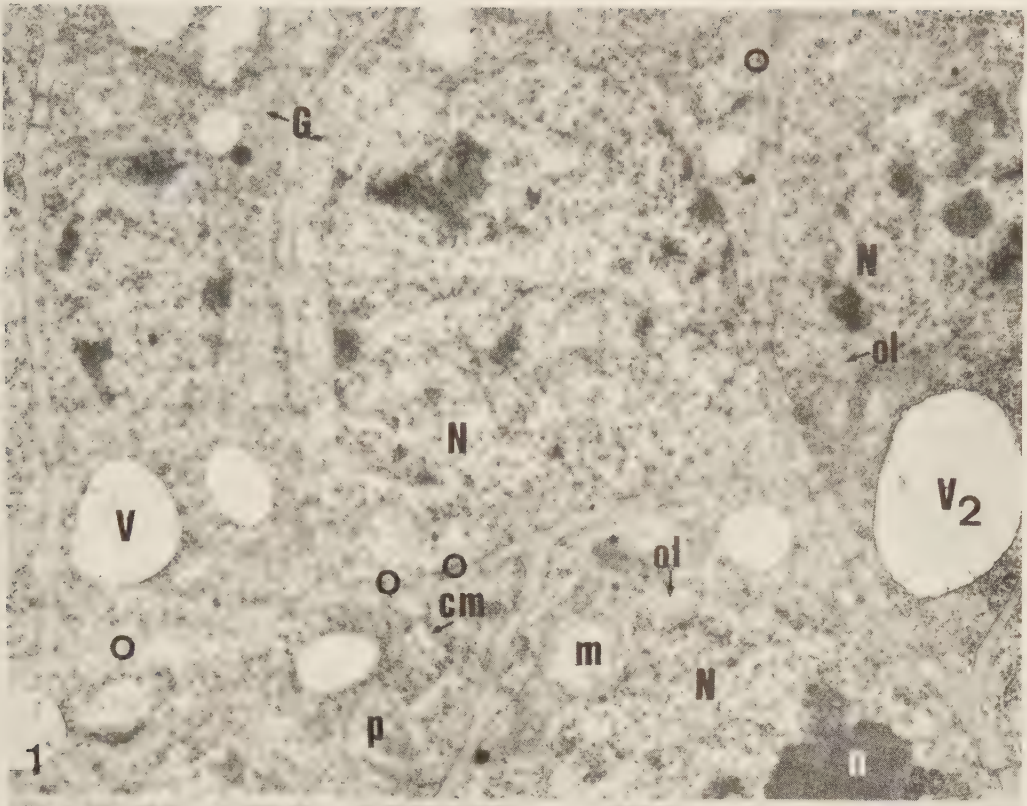
Fig. 1 - Zone latérale de l'apex. Primordium foliaire en cours d'érection. G = x 13 500.

Cellules indifférenciées avec nombreuses vacuoles globuleuses à tonoplaste non épaissi ou légèrement. Certains tubules de la périphérie du cytoplasme sont entourés d'un cercle. cm : corps multivisiculaire assimilé à un lysosome primaire (voir également fig. 2, pl.4).

Fig. 2 - Région axiale sub-apicale. G = x 13 500.

Cellules légèrement plus différenciées que celles de la fig. 1. Les volumineuses vacuoles à précipités fortement osmiophiles ont un tonoplaste légèrement épaissi représentant donc une forme de passage entre les types v_2 et v_3.

oOo


G
N
ol
V
N
cm
ol
m
N
p
n
1

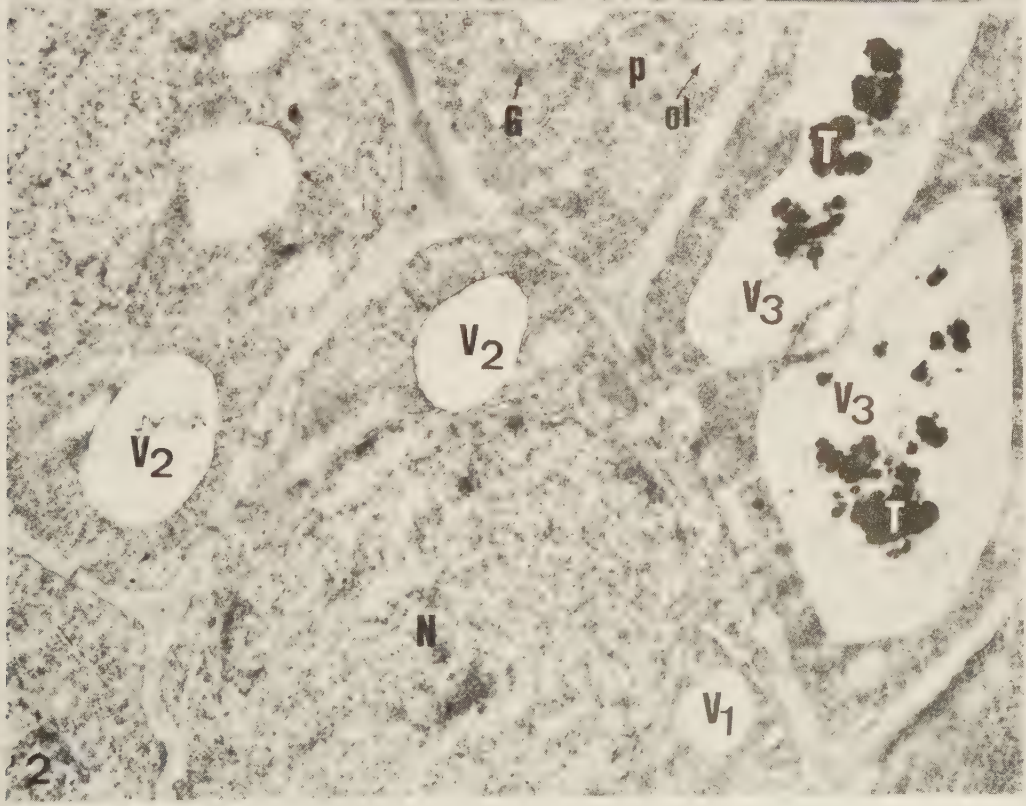

p
G
ol
T
V3
V2
V3
V2
T
N
V1
2

Planche 15

Fig. 1 - 13-VII-1973 - Période organogène (seconde étape).

Base d'une ébauche foliaire. G = x 12 000.

Début de différenciation des tissus conducteurs.

Fig. 2 - 19-VII-1973 - Région moyenne d'une ébauche foliaire. G = x 5 000.

Cellules différenciées avec plastes amylifères et vacuoles de taille variable, certaines avec précipités tanniques, par exemple la vacuole de type v_3.

oOo

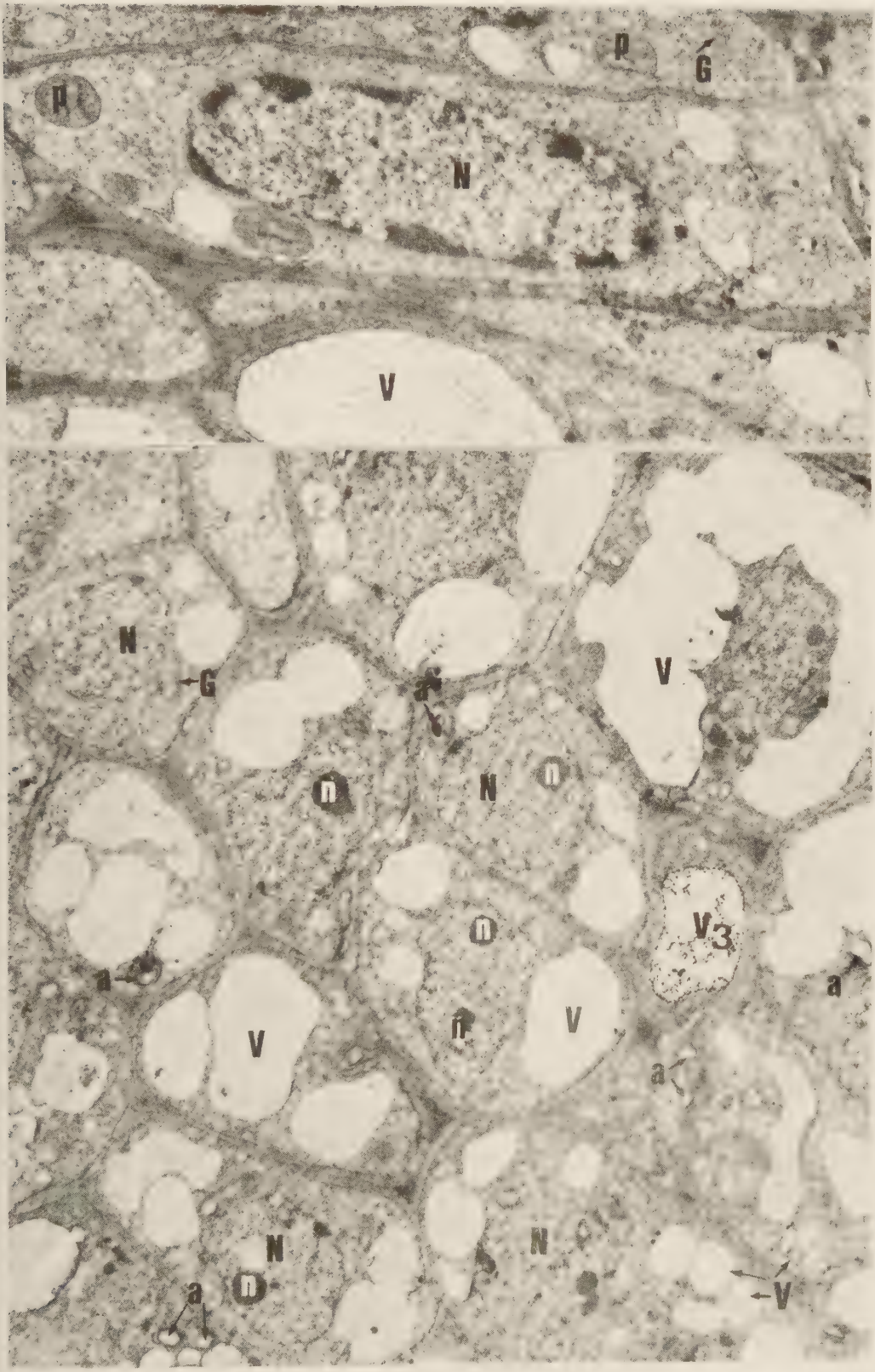

P
G
P
N
V
N
G
a
V
n
N
n
V3
n
V
a
a
V
n
V
a
N
N
n
a
V

Planche 16

19-VII-1973 - Période organogène (seconde étape).

Base d'une jeune ébauche foliaire. G = x 8 500.

Région de contact entre les cellules parenchymateuses, polygonates, et des cellules allongées, initiales des tissus conducteurs. Cellules en voie de différenciation.

Remarquer la fréquence des plasmalemmasomes à contenu vésiculeux. La matrice des mitochondries est plus claire que le stroma des plastes.

oOo

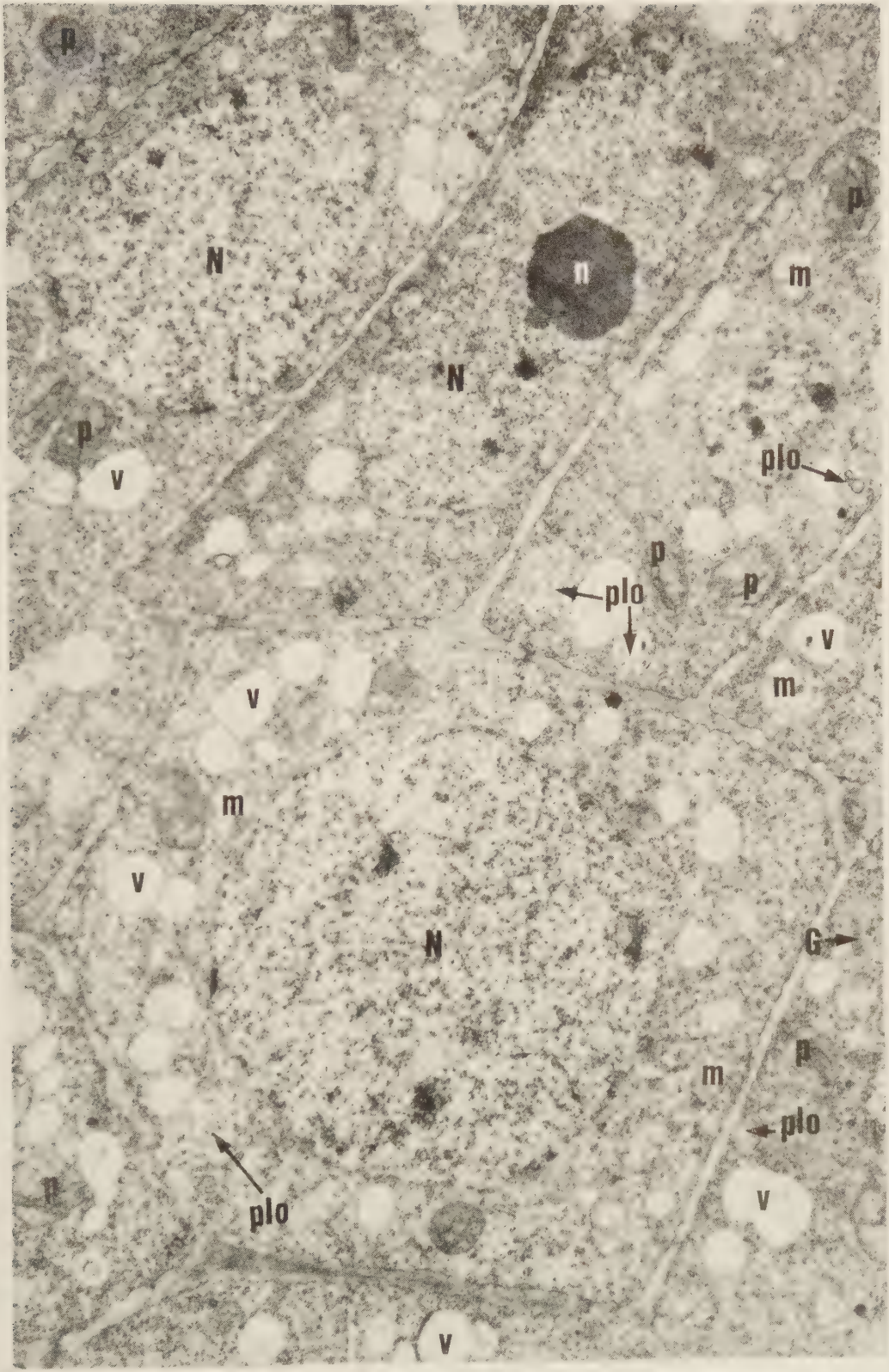

p
N
n
m
p
N
p
v
plo
p
plo
p
v
v
m
m
v
v
N
G
p
m
plo
plo
v
v

Planche 17

Fig. 1 - 12-VI-1973 - Période organogène (première étape).

Région subapicale. G = x 30 000.

Vacuome de type lytique. L'une des vacuoles englobe un plasmalemmasome à contenu multivésiculaire. La plus vaste contient de fins précipités (et une vésicule dans la région non figurée sur la planche) qui représentent vraisemblablement des organites incomplètement lysés.

Fig. 2 - 13-VII-1973 - Période organogène (seconde étape).

Base d'une jeune ébauche foliaire. G = x 44 000 .

Vacuome de type élaborateur. Vacuole à tonoplaste non épaissie et sphérules de précipités tanniques granuleux.

Fig. 3 - 26-VII-1973 - Période organogène (seconde étape).

Base d'une ébauche foliaire au voisinage des tissus conducteurs. G = x 30 000.

La vacuole tannifère est presque entièrement occupée par un volumineux précipité fortement osmiophile à contour sinué caractéristique.

oOo

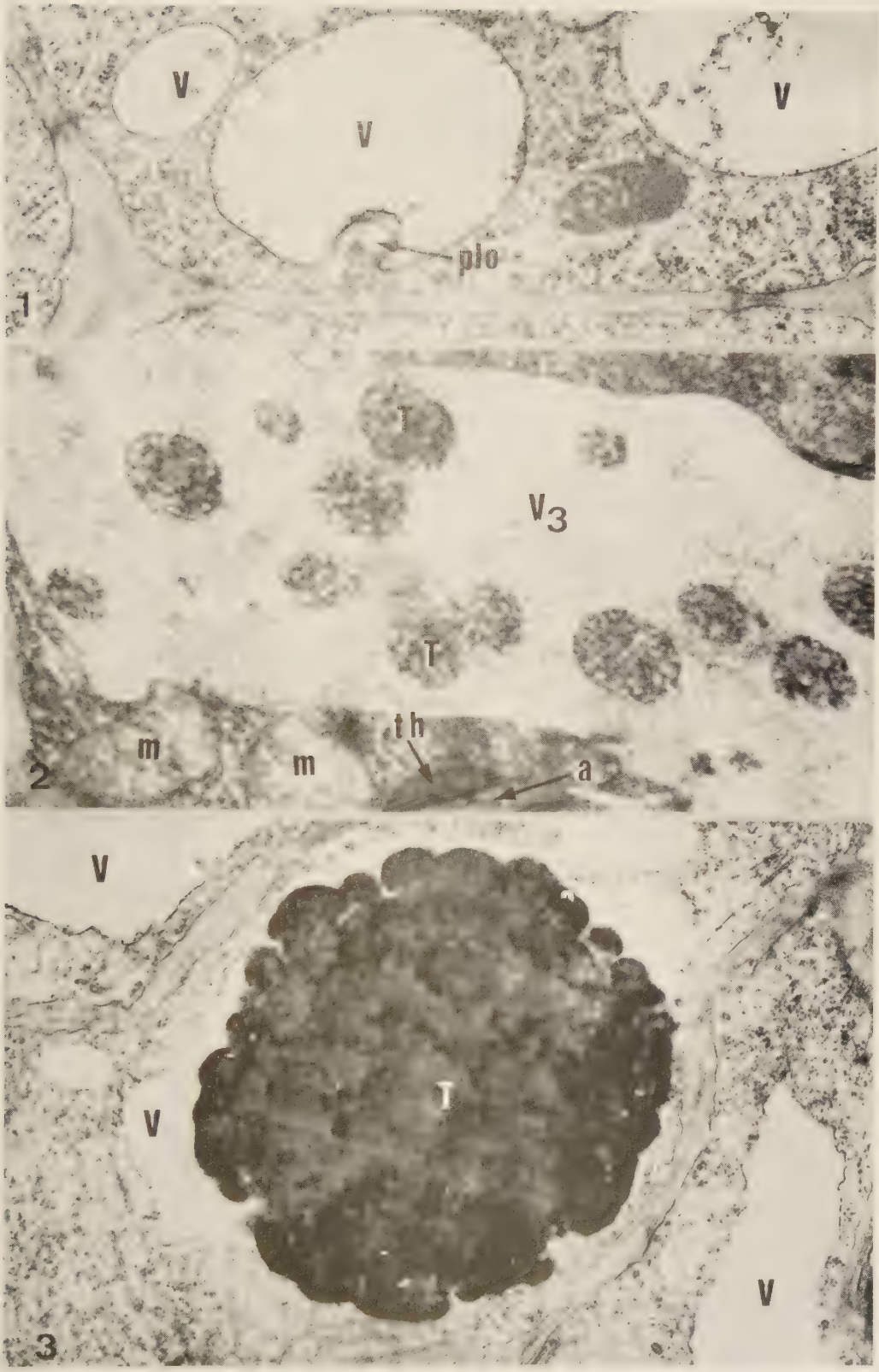

V
V
V
plo
1
T
V3
T
m
m
th
a
2
V
V
T
V
3

Planche 18

Période non organogène (première étape).

Fig. 1 - 8-VIII-1973 - Base d'une ébauche foliaire au voisinage du faisceau conducteur. G = x 5 000.

Cellules en voie de différenciation. Les vacuoles présentent de nombreux aspects de fusion ou de lyse.

Fig. 2 - 2-VIII-1973 - Zone superficielle d'une ébauche foliaire. G = x 11 000.

Les caractères cytologiques sont identiques à ceux des cellules de la même région pendant la période organogène.

oOo

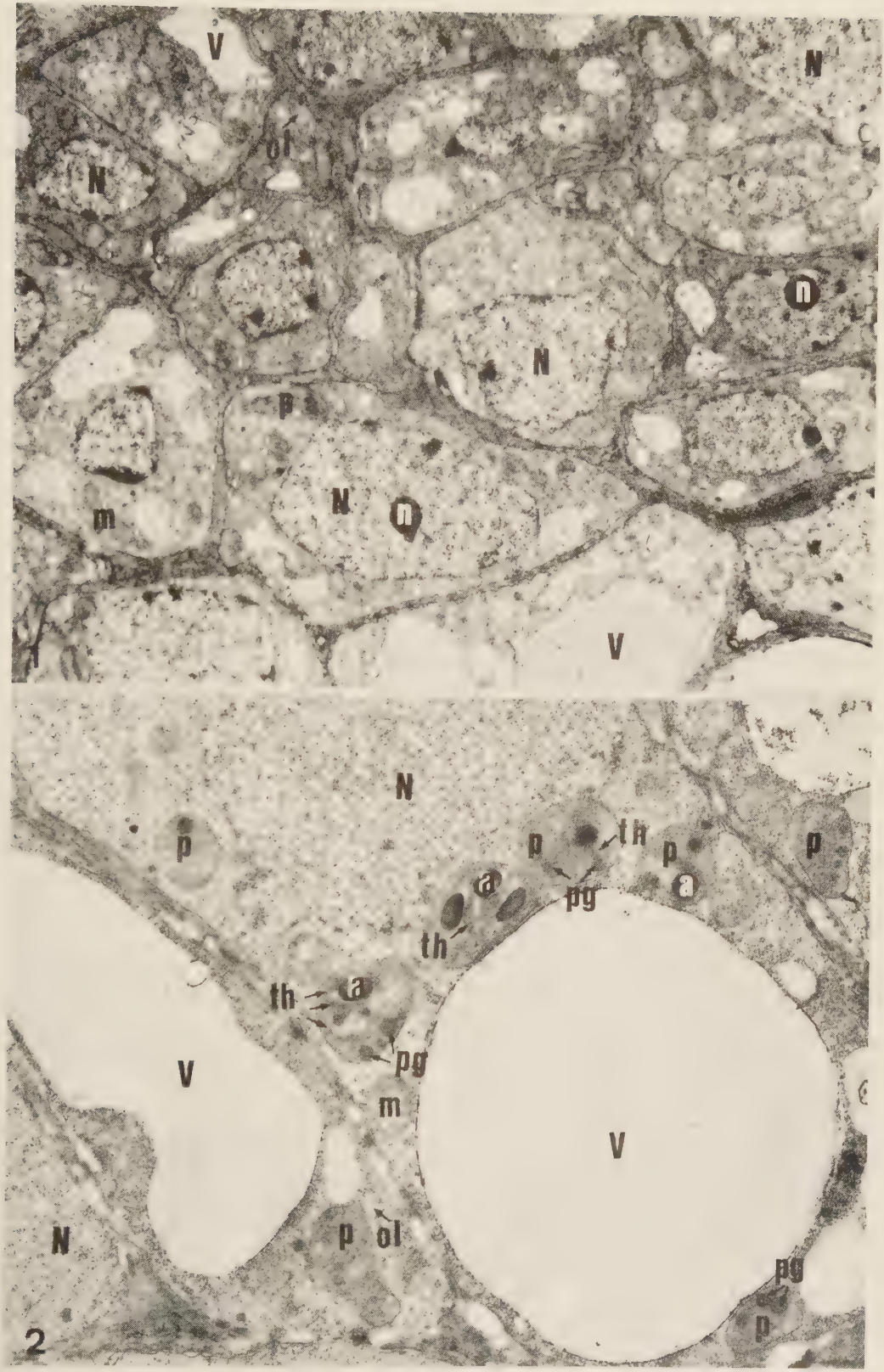

V
N
ol
N
n
N
p
m
N
n
V
N
p
th
p
p
a
pg
a
th
th
a
pg
V
m
V
N
p
ol
pg
p
2

Planche 19

15-X-1973 - Période non organogène (première étape).

Fig. 1 - Parenchyme médullaire, région latérale subapicale. G = x 19 000.

Noter l'existence de cellules à cytoplasme dense parmi des éléments à cytoplasme plus clair. La persistance d'éléments tubuleux au sein de la structure de type myélinique qui est visible dans l'une des cellules suggère nettement que cet élément structural résulte de l'évolution d'un plasmalemmasome (plo). cm : corps multivésiculaire, peut-être assimilable à un lysosome primaire (voir également fig. 2, pl. 4).

Fig. 2 - Parenchyme médullaire, région axiale profonde de l'apex. G = x 4 500.

Plastes à volumineuses inclusions amylacées, centroplastes (cp) et thylakoïdes (th) à contenu osmiophile (voir fig. 6 et 7, pl. 11). D : deux cellules dégénérées.

oOo

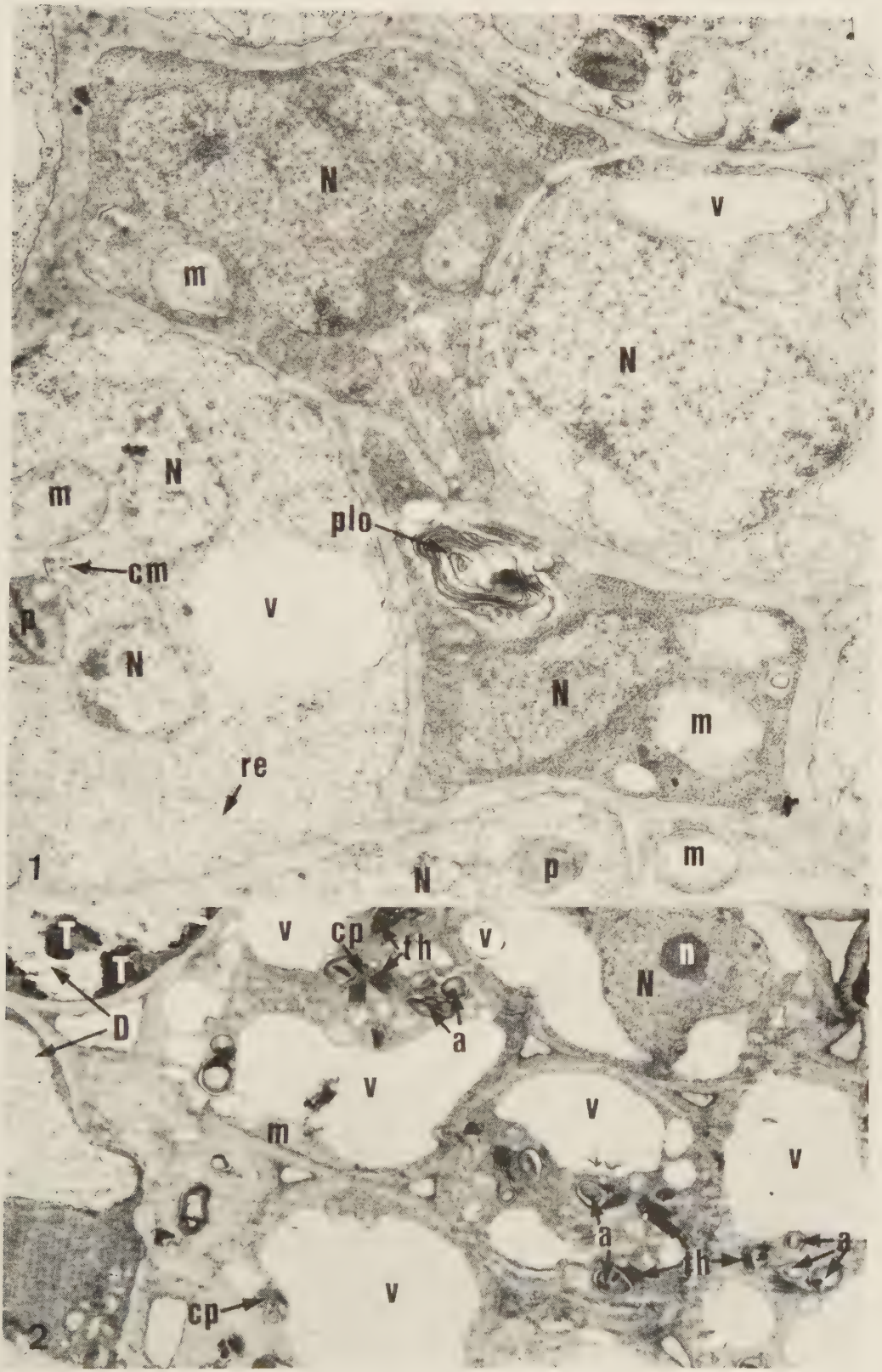

N
m
v
N
m
N
plo
cm
v
N
N
m
re
1
N
p
m
v
cp
th
v
n
N
T
T
D
a
v
m
v
v
a
th
a
v
cp
2

Planche 20

Période non organogène (deuxième étape).

Fig. 1 - 5-XI-1973 - Zone apicale. G = x 16 000.

Plastes avec petits grains d'amidon relativement denses aux électrons.

Fig. 2 - 12-XI-1973 - Zone sub-apicale, plus profonde que celle de la fig. 1. G = x 12 000.

Les inclusions amylacées (a) ont l'aspect caractéristique d'une hydrolyse avancée. Dans la zone apicale, l'amidon n'est pas hydrolysé. L'hydrolyse semble donc progresser en direction basifuge. pg : volumineux plastoglobule, peu osmiophile.

oOo

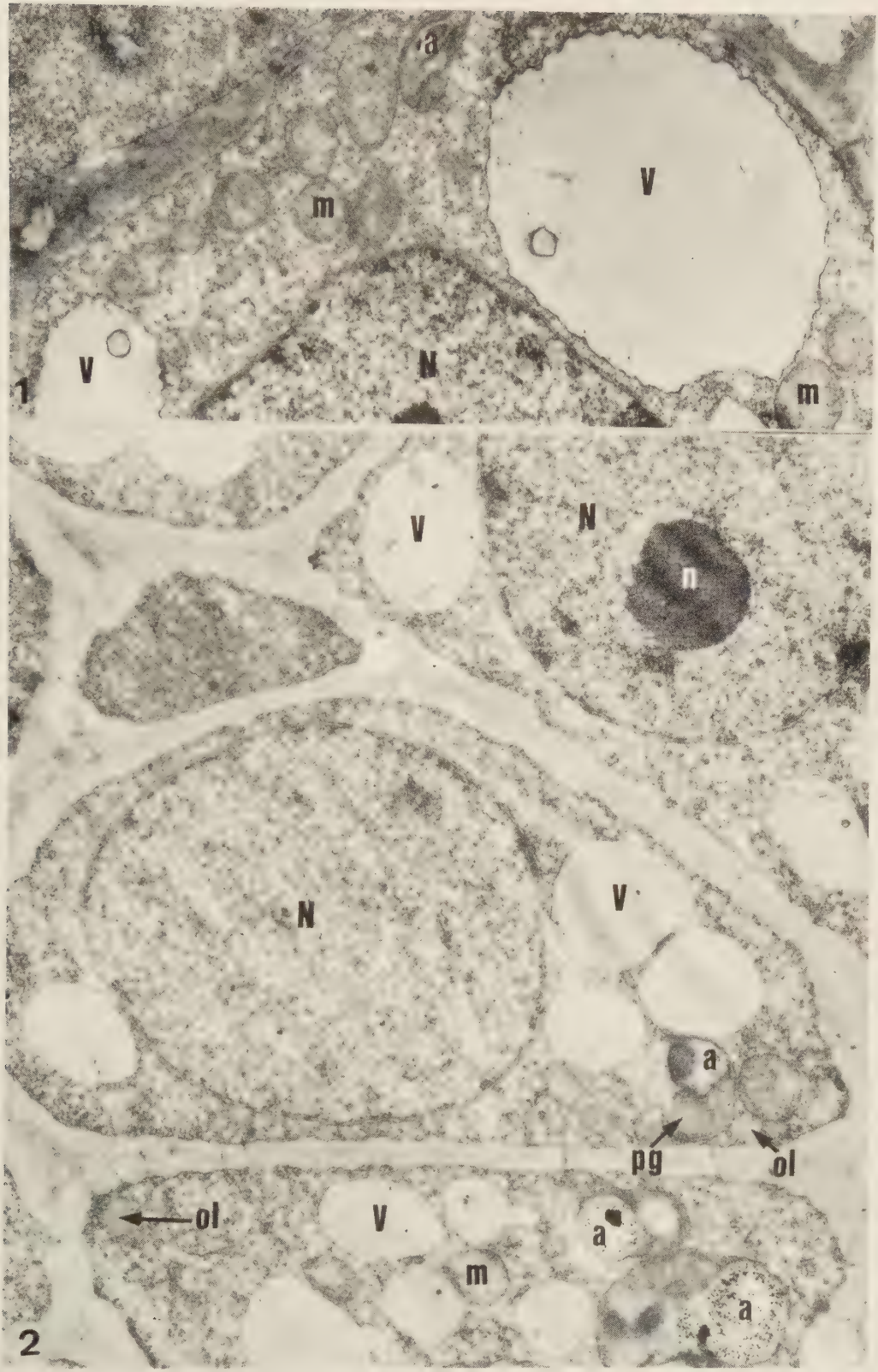

a
m
V
V
N
m
1
V
N
n
N
V
a
pg
ol
ol
V
a
m
a
2

Planche 21

Fig. 1 - 12-XI-1973 - Période non organogène (deuxième étape).

Zone subapicale. G = x 12 000.

Les inclusions amylacées intraplastidiales (a) sont hydrolysées (cf. également pl. 20). Certaines enclaves (flèches) assimilées à des lysosomes primaires contiennent des organites globuleux (voir également fig. 2, pl. 14).

Fig. 2 - 15-III-1973 - Période non organogène (troisième étape).

Zone subapicale. G = x 46 000.

Dictyosome élaborateur de vésicules claires.

oOo

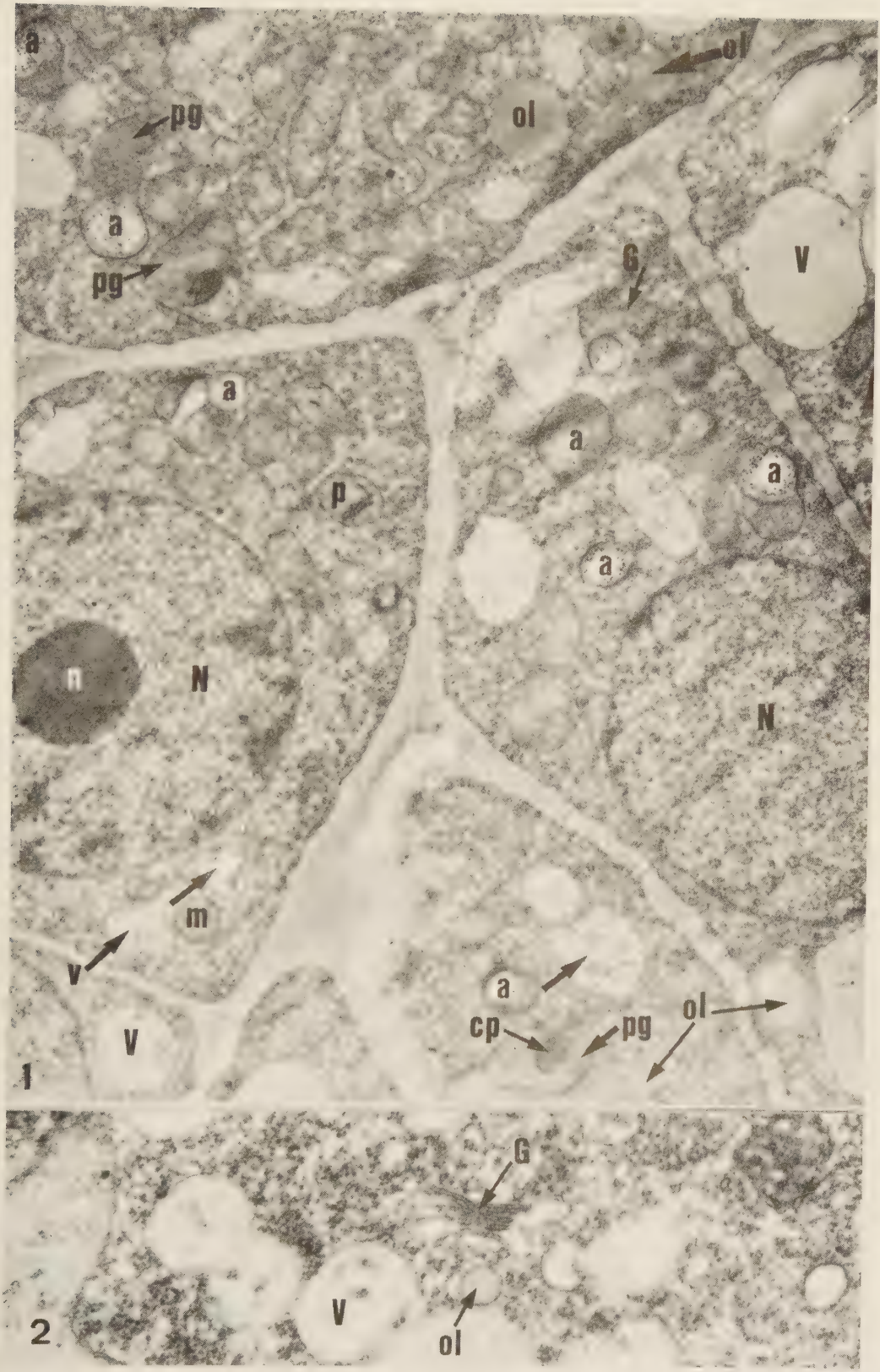

a
ol
pg
ol
a
pg
G
V
a
a
a
p
a
n
N
N
m
v
V
a
cp
pg
ol
1
G
V
ol
2

Planche 22

15-III-1974 - Période non organogène (troisième étape).

Zone latérale de l'apex.

Fig. 1 - G = x 22 000.

Depuis la deuxième étape de la même période, les plastes conservent un contour sinueux (cf. fig. 1, pl. 19). Les inclusions amylacées ont une forte densité aux électrons, caractéristique des phases de synthèse active (comparer avec les fig. 5, 6 et 7, pl. 9 par exemple et noter la différence d'aspect avec les inclusions hydrolysées, fig. 2, pl. 18 et fig. 1, pl. 19). Remarquer la persistance à ce stade d'un centroplaste réticulé, élaboré au cours de la dormance : cf. fig. 6 et 7, pl. 9. Les mitochondries ont également le même aspect que pendant la dormance : petit nombre de crêtes sinueuses et matrice claire avec réseau granulo-fibrillaire. De nombreux tubules intracytoplasmiques sont visibles sous le plasmalemme (flèches).

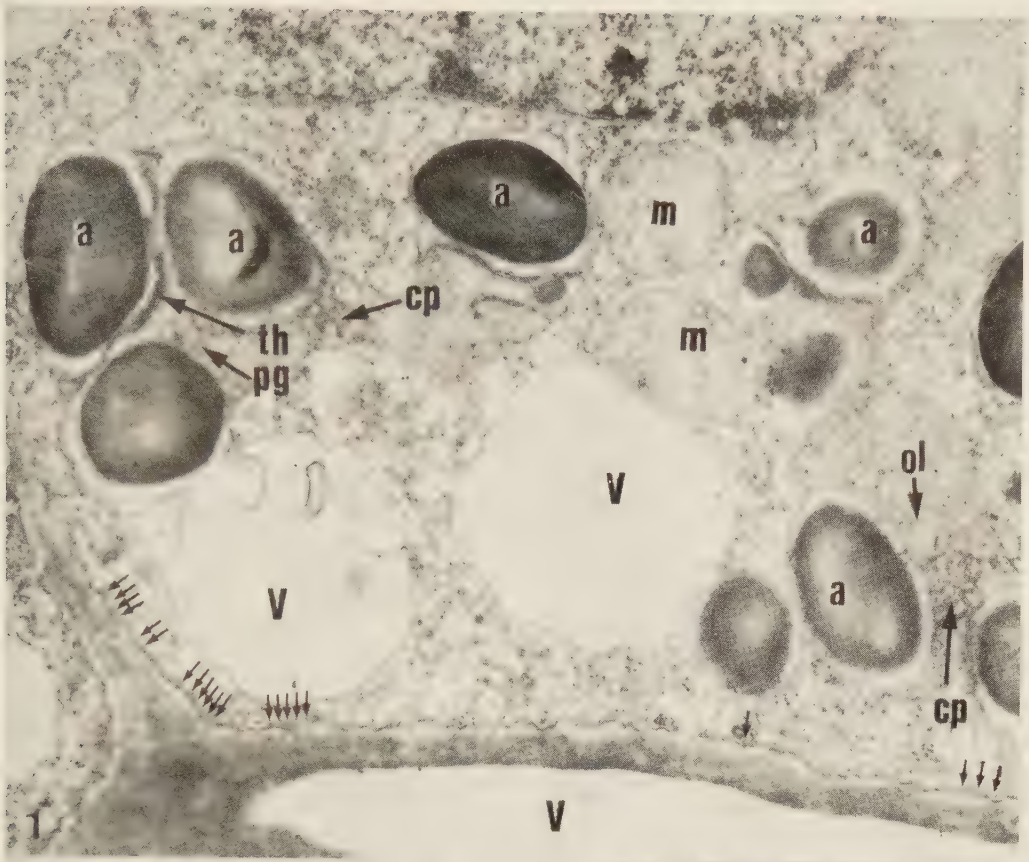
Fig. 2 - G = x 26 000.

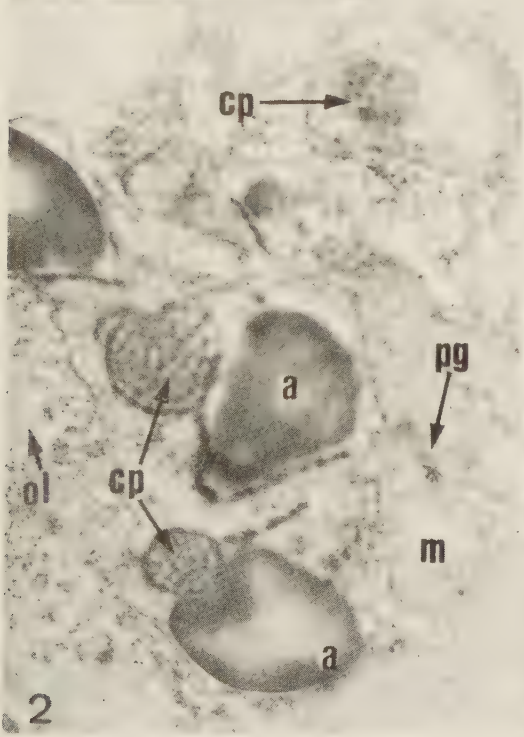
Amylochloroplaste avec centroplastes.

Fig. 3 - G = x 39 000.

Amylochlroplaste avec thylakoïdes. Il semble que la densité aux électrons des systèmes lamellaires et tubuleux intraplastidiaux (centroplastes et saccules) diminue au cours de la troisième phase de la période non organogène (comparer avec fig. 6 et 7, pl. 9).

oOo


a
a
a
m
a
cp
th
pg
m
ol
V
V
a
cp
V
1


cp
pg
a
ol
cp
m
a
2

a
pg
th
a
3

Imprimeur :

L'IMPRESSION OFFSET
28, rue du Maréchal Joffre
(face au Palais de Justice)
33000 - BORDEAUX

Tél. : 52.95.36 - 52.30.73